

**Autökologische Untersuchungen
zur Fortpflanzung von *Lymnaea stagnalis* (L.)**

Werner Antoni

—
1975
—



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551923_0004

Autökologische Untersuchungen zur Fortpflanzung
von *Lymnaea stagnalis* (L.)

Inauguraldissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Biologie der
Ludwig - Maximilians - Universität
München

vorgelegt von
Werner Antoni
aus Bamberg

1974

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Engelhardt

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 26.2 1975



Herrn Prof. Dr. W. Engelhardt danke ich für die Anregung zu diesem Thema und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit, Herrn Prof. Dr. H. Autrum für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.

Inhaltsverzeichnis

1. Aufgabenstellung	7
2. Die Bedeutung der Temperatur und der Photoperiode für die Laichproduktion	8
2.1. Einleitung	8
2.2. Methodik	10
2.3. Ergebnisse der Temperaturversuche	11
2.4. Ergebnisse der Beleuchtungsversuche	12
2.5. Diskussion	20
2.5.1. Die Bedeutung der Temperatur	20
2.5.2. Die Bedeutung der Photoperiode	21
3. Körpergröße und Fortpflanzung	23
3.1. Einleitung	23
3.2. Methodik	24
3.3. Ergebnisse	24
3.3.1. Körpergröße und Laichproduktion	24
3.3.2. Körpergröße und Laichhäufigkeit	25
3.3.3. Körpergröße und Laich- und Eigrößen; Eizahlen pro Laich	27
3.4. Diskussion	29
4. Der Einfluß des Luftdrucks auf die Laichtätigkeit	30
4.1. Einleitung	30
4.2. Methodik	32
4.3. Ergebnisse	34
4.3.1. Die negative Korrelation zwischen Laich- produktion und Höhe des barometrischen Luftdrucks	34
4.3.2. Zeitabschnitte mit positiver oder nega- tiver Korrelation und ohne signi- fikante Beziehung	34
4.3.3. Systematische Trennung der Versuchs- zeiten in Teilbereiche	39
4.3.3.1. Häufigkeit signifikanter posi- tiver und negativer Fälle	42
4.3.3.2. Die Wahrscheinlichkeit für posi- tive und negative Fälle	45
4.3.3.3. Häufigkeit und Wahrscheinlich- keit signifikanter Fälle der Korrelation zwischen Laichpro- duktion und Änderung des Luft- drucks	49
4.3.4. Lunarperiodische Änderung der Beziehung zwischen Laichproduktion und Luftdruck- höhe	54
4.3.4.1. Hinweise auf eine ungefähr monatliche Rhythmik der Vorzei- chenänderung des Korrelations- koeffizienten	54
4.3.4.2. Synchronisationsmethode, Stichtage	56

4.3.4.3.	Signifikanz der n-Schemata . . .	58
4.3.4.4.	Transformation der Wertepaare der n-Schemata	63
4.3.4.5.	Berechnung der gemeinsamen Regressionsgeraden	65
4.3.4.6.	Die Korrelation zwischen Laich- produktion und Luftdruck im syn- odischen Monat während der natür- lichen Fortpflanzungsperiode . .	66
4.3.4.7.	Die Korrelation zwischen Laich- produktion und Luftdruck im syn- odischen Monat für die Zeit der eigentlichen Fortpflanzungsruhe der Tiere	71
4.3.4.8.	Die Korrelation ohne vorherige Transformation, Vergleich mit dem Ergebnis nach Trans- formation	74
4.4.	Diskussion	78
5.	Zur biologischen Bedeutung der Laichgallerte . . .	89
5.1.	Einleitung	89
5.2.	Die Gallerte als Austrocknungsschutz	91
5.2.1.	Methodik	91
5.2.2.	Ergebnisse und Diskussion	92
5.3.	Die Schutzwirkung der Gallerte bei Darm- passage	96
5.3.1.	Methodik	96
5.3.2.	Ergebnisse	96
5.3.3.	Diskussion	98
5.4.	Die Gallerte als Schutz vor Bakterien und Pilzen	99
5.4.1.	Methodik	99
5.4.2.	Ergebnisse und Diskussion	100
	Zusammenfassung	102
	Anhang	105
	Literaturverzeichnis	110

1. Aufgabenstellung

Die Schnecke *Lymnaea stagnalis* (L.) (Pulmonata, Basommatophora) beginnt im Alter von etwa drei Monaten mit der Eiablage. Wie bei der Mehrzahl der heimischen Süßwasserschnecken werden die Eier - unter günstigen Bedingungen nicht selten mehr als 150 - von tertiären, meist farblosen, gallertigen Eihüllen zu Laichen vereinigt und an Wasserpflanzen, Steinen u. ä. festgeklebt. Eine ausführliche Beschreibung der meist artspezifischen Formen und Strukturierungen der Gallerthüllen gibt NEKRASSOW (1929).

Bei der Haltung von *Lymnaea stagnalis* im Labor trat die Frage nach der Bedeutung einiger Umweltfaktoren auf, die die Laichablage beeinflussen.

In der vorliegenden Arbeit wird die Wirkung von Temperatur und Photoperiode auf die Laichproduktion und ihre Bedeutung für die Jahresrhythmik der Fortpflanzung untersucht. Es wurde beobachtet, daß zwischen der Zahl der täglich abgelegten Laiche einer Population und dem gleichzeitigen atmosphärischen Luftdruckgeschehen eine Beziehung besteht. Auf diese korrelative Verknüpfung wird näher eingegangen werden. Daneben wird geprüft, ob Laichproduktion und Laichfrequenz von der Körpergröße abhängig sind. Schließlich wird von einigen Versuchen zur biologischen Bedeutung der Laichgallerte berichtet.

2. Die Bedeutung der Temperatur und der Photoperiode für die Laichproduktion

2.1. Einleitung

Viele biologische Prozesse zeigen eine Jahresrhythmik, so sind z.B. Fortpflanzung und Vermehrung vieler Tiere an die jeweils optimale Jahreszeit angepaßt. Zwei hervorragende Parameter, die hier induzierend oder steuernd wirksam werden, sind die sich jahresperiodisch ändernde Temperatur und die Tageslänge. Während der Einfluß der Tageslänge auf das Fortpflanzungsgeschehen besonders bei Insekten und Vögeln weitverbreitet ist (MÜLLER 1964, GIESE 1964, SOLLBERGER 1965, BECK 1968, RENSING 1973), ist bei Schnecken noch wenig darüber bekannt.

Über Laichzeit und Dauer der Laichperiode von Süßwasserschnecken - im Freiland und unter Laborbedingungen - werden häufig unterschiedliche Angaben gemacht. Eine umfangreiche Reihe derartiger Daten stellt FRÖMMING (1956) zusammen. Die Leberegelschnecke *Galba truncatula* (Müll.) scheint eine temperaturunabhängige Jahresperiodik der Eiablage zu besitzen. Bei Raumtemperatur laichen die Tiere zwischen November und Februar im Labor nicht ab (FRÖMMING 1956). Die Posthornschnecke *Planorbis corneus* (L.) unterbricht die Fortpflanzung im Labor im November/Dezember trotz sommerlicher Temperaturen (PRECHT H. 1936). Diese Dormanz kann durch Langtagbedingungen gebrochen werden (PRECHT J. 1967). Nach JENNER (1951) wird der Beginn der Fortpflanzungsperiode von *Lymnaea palustris* (Müll.) im Freiland photoperiodisch gesteuert, nach PRECHT J. (1967) ist der Wiederbeginn der Legetätigkeit (im Labor) temperaturabhängig. CHEATUM (1951) beobachtet, daß im Winter gesammelte *L. palustris* im Labor innerhalb weniger Stunden zur Eiablage kommen. Eine temperaturabhängige Quieszenz der Eiablage sieht PRECHT J. (1967) auch bei

Lymnaea stagnalis. Die Tageslänge soll höchstens einen geringen Effekt auf die Zahl der abgelegten Laiche haben. (Für die Untersuchungen im Lang- und Kurztag standen jeweils drei Tiere zur Verfügung.) Es wird die Frage aufgeworfen, ob bei dieser Art die Laichperiode überhaupt unterbrochen wird. BOETTGER (1944) bejaht diese Frage : bei Tieren, die über mehrere Generationen in geheizten Räumen gehalten werden, kann es zu einer Verschiebung der Jahresrhythmik kommen, so daß dann im Winter gelaicht wird; die Dormanzphase fällt dann in das Frühjahr. Demgegenüber behauptet ALSTERBERG (1930), daß *L. stagnalis* keine Jahresperiodik der Eiablage besitzt. Bei *Limax flavus* (L.) bleibt die Jahresrhythmik der Eiablage unter konstanten Laborbedingungen mehrere Jahre bestehen, wobei die Periodendauer verkürzt wird (SEGAL 1960). MORI und MATUTANI (1952, zit. WOLFSON 1964) berichten von zwei japanischen Landschnecken, für die eine photoperiodische Kontrolle der Eiablage nicht nachgewiesen werden konnte.

Schließlich seien noch einige Versuche erwähnt, die die Wirkung von Dauerlicht bzw. Dauerdunkel auf einige Arten aufzeigen. *L. stagnalis* vermindert ihre Laichproduktion im Dauerdunkel (STEEN 1967). Bei *Physa pomilia* scheint die Eiablage an ein bestimmtes Alter gebunden, unabhängig davon, ob die Tiere im Dauerlicht oder -dunkel gehalten wurden (DE WITT und SLOANE 1960). *Australorbis glabratus* laicht im Dauerdunkel genau so häufig wie im Licht; dasselbe gilt für *Bulinus truncatus*. Im Gegensatz zu diesen beiden Arten bevorzugt *Bulinus contortus* helle, sonnige Biotope; diese Art zeigt eine Verminderung der Eiproduktion im Dauerdunkel (DESCHIENS und BYAN 1956, DESCHIENS 1957, zit. STEEN 1967).

Die folgenden Untersuchungen sollen einerseits Auskunft geben über die Abhängigkeit der Eiablage von *Lymnaea stagnalis* von der Wassertemperatur, und andererseits über die Bedeutung der Beleuchtungsdauer im Hinblick auf die Länge der Laichperiode, ihre Unter-

brechung und die Wiederaufnahme der Eiablage.

2.2. Methodik

In den Versuchen zur Temperaturabhängigkeit wurden erwachsene Exemplare von *L. stagnalis* verwendet, und zwar jeweils 30 Tiere, die in belüfteten 50 l-Becken gehalten wurden. Tote Tiere wurden entfernt, aber nicht ersetzt. Die Mortalität betrug während der Versuchszeit etwa 6 %. Die Versuchsbecken wurden im 16/8 LD-Wechsel beleuchtet, die Beleuchtungsstärke betrug ca. 700 Lux. Futter (Salat) wurde täglich gereicht, noch vorhandene Futterreste dabei stets entfernt. Die Versuche wurden in der Zeit von März bis Oktober bei einer Dauer von jeweils 21 bis 24 Tagen durchgeführt. Vor Versuchsbeginn lag stets eine Akklimatisationszeit von 3 bis 4 Tagen.

Die Laichproduktion wurde für Wassertemperaturen von 12 bis 24° C ($\pm 0,5$) gemessen. In den Versuchen mit Temperaturen von 12 bis 15, 19, 20, 23 und 24° entsprachen diese den herrschenden Lufttemperaturen, in den Versuchen mit Wassertemperaturen von 16, 17 und 18° lag die Lufttemperatur bei 15° ($\pm 1^\circ$), in denen mit 21 und 22° bei 17° ($\pm 1^\circ$).

Die Zahl der täglich erzielten Laiche wurde ausgedrückt als 100 mal Laich pro Tier und Tag.

Die Zahl der Tiere der Beleuchtungsversuche kann aus Tabelle 1 bis 3 und aus den Abbildungen 2, 4, 5, 6 entnommen werden; jedem Tier standen 1,5 l Wasser zur Verfügung. Tote Tiere wurden durch akklimatisierte ersetzt. Fangzeit, Versuchszeit und -dauer, Beleuchtungsbedingungen und Wassertemperaturen sind aus den Tabellen 1 bis 3 und aus den Abbildungen 2, 4, 5 und 6 ersichtlich.

2.3. Ergebnisse der Temperaturversuche

Die tägliche Laichproduktion wurde bei Wassertemperaturen von 12 bis 24° C registriert. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Zahl der während der Versuchsdauer abgelegten Laiche. In Abb. 1 sind die erhaltenen Werte dargestellt.

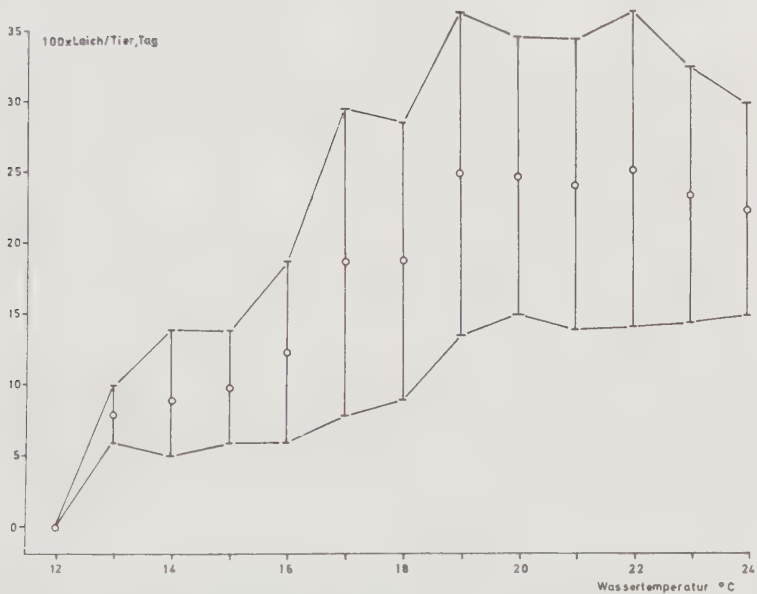


Abb. 1. Laichproduktion von *Lymnaea stagnalis* bei verschiedenen Wassertemperaturen im Langtag.

Beim Sinken der Temperatur von 13 auf 12° stellt *Lymnaea* die Eiablage nach etwa 4 Tagen ein. Wassertemperaturen von 13° genügen, um die Fortpflanzung aufrecht zu erhalten, allerdings ist die Produktion mit 8 Laichen pro Tag und 100 Tieren äußerst gering.

Bis 19° steigt die Zahl der abgelegten Laiche auf 25 (100 mal Laich/Tier, Tag) an. Erhöhung der Temperatur über 19° (bis 24°) bewirkt keine weitere Steigerung der Laichproduktion. Bei 26 und 27° werden zwar weiterhin Eigelege produziert, doch ist die Mortalität der Versuchstiere dann überdurchschnittlich hoch (mehr als 50% in 20 Tagen).

2.4. Ergebnisse der Beleuchtungsversuche

Die natürliche Laichperiode von *Lymnaea stagnalis* beginnt im Freiland im März/April und endet im September/Okttober. Im Labor stellen die Tiere im August/September die Eiablage ein, auch wenn ihnen sommerliche Wassertemperaturen geboten werden.

Tiere, die unter Langtagbedingungen (16/8 LD, 22-23°) leben, unterbrechen oder reduzieren die Legetätigkeit nicht (Abb. 2). Auch bei niedrigeren Temperaturen (13 bis 14° wird im Langtag die Eiablage im Herbst nicht beendet.

Für die Wiederaufnahme der Legetätigkeit der Tiere, die im Herbst und Winter gesammelt wurden, ist die Photoperiode von ausschlaggebender Bedeutung, nicht die Temperatur: im Langtag (16/8 LD, 20°) wird die Dormanz gebrochen, ohne künstliche Beleuchtung (bei 20°) laichen die Tiere nicht (Tab. 1).

Die Fortpflanzungsruhe frisch gesammelter Tiere wird im Winter im 12/12 Hell-Dunkel-Wechsel (bei 18 und 20°), im 16/8 Hell-Dunkel-Wechsel (bei 18°) und im Dauerlicht (bei 21°) aufgegeben (Tab. 2). Nach etwa 12 Beleuchtungstagen beginnen die Tiere mit der Eiablage. (siehe auch Tab. 1) Frisch gefangene Tiere zeigen bei 18° im 16-Stunden-Tag eine höhere Laichproduktion als im 12-Stunden-Tag (Abb.3). Dagegen bewirkt eine plötzliche Änderung der Photoperiode von 12/12 auf 16/8 LD bei Tieren, deren Dormanz im 12/12 LD-Wechsel unterbrochen worden war, keine vermehrte Laichablage (Abb.4).

Umgekehrt wird die Zahl der Laiche bei abrupter Umstellung des Hell-Dunkel-Rhythmus von 16/8 (bei 18°) auf 12/12 LD (bei 18 und 22°) vermindert. Nach der Verkürzung der täglichen Beleuchtungsdauer war sowohl bei 18 als auch bei 22° die Eiablage 11 bis 12 Tage unterbrochen worden.

Während der Fortpflanzungsperiode ist die Laichproduktion im Kurztag (8/16 LD, 22°) geringer als unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen (Tab. 3; Abb. 6). Die Mortalität (auf gleiche Versuchsdauer bezogen) war um etwa das 2-fache größer als im 12- und 16-Stundentag.

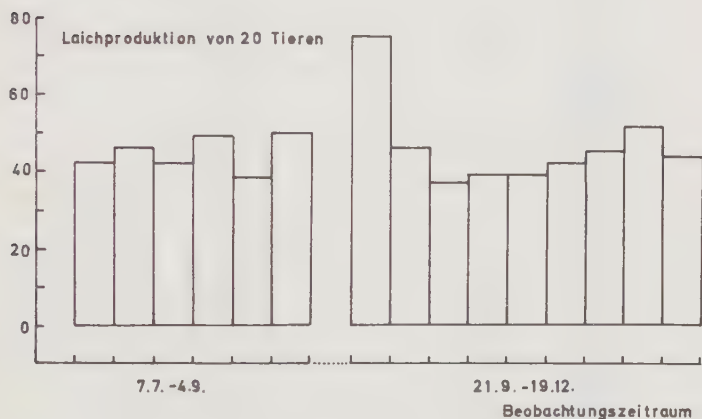


Abb. 2. Unter Langtagbedingungen (16/8 LD, 22-23°) wird die Eiablage im Herbst nicht unterbrochen oder reduziert. Aufgetragen ist die Zahl der Laiche, die von 20 Tieren in jeweils 10 Tagen produziert wurde. (Vom 4.9.-21.9. fand keine Beobachtung statt.)

Versuchs- zeit	Dauer der Haltung (Tage) unter na- u. anschließendem türlichem: 16/8 LD-Wechsel	Zahl der Tiere	Zahl der Laiche bei natürl.: bei 16/8 LD-Wechsel: LD-Wechsel:	Beleuchtungs- tage bis Beginn der Laichtätigkeit
19.9.-26.10	10	20	0	12
19.9.-26.10	38	20	0	--
6.2.-20.3.	23	14	0	9
6.2.-30.3.	23	20	0	14
6.2.-30.3.	54	15	0	--

Tab. 1. Wiederaufnahme der Legetätigkeit im Herbst und im Winter im künstlichen Langtag (16/8 LD, 20° C). Tiere, die ohne künstliche Beleuchtung und bei 20° C gehalten wurden, kamen nicht zur Fortpflanzung. Die Tiere wurden einen Tag vor Versuchsbeginn im Freiland gesammelt.

Versuchs- zeit	LD-Wechsel	Temp. °C	Zahl der Tiere	Zahl der Laiche	Tage bis Beginn der Laich- tätigkeit
27.11.-23.12.	12/12	18	30	23	12
10.12.- 9. 1.	12/12	22	10	9	10
6.11.-27.11.	16/ 8	18	24	37	7
21. 9.-11.10.	24/ 0	21	14	8	12
27.11.-23.12.	nat.LD	18	10	0	--
10.12.- 9. 1.	nat.LD	22	6	0	--
6.11.- 6.12.	nat.LD	18	20	0	--
21. 9.-11.10.	nat.LD	22	6	0	--

Tab. 2. Wiederaufnahme der Legetätigkeit im Herbst und Winter im künstlichen 12- bzw. 16-Stundentag und im Dauerlicht. Die Kontrolltiere ohne künstliche Beleuchtung gelangen nicht zur Fortpflanzung. Die Tiere wurden einen Tag vor Versuchsbeginn gesammelt. (siehe auch Abb. 3)

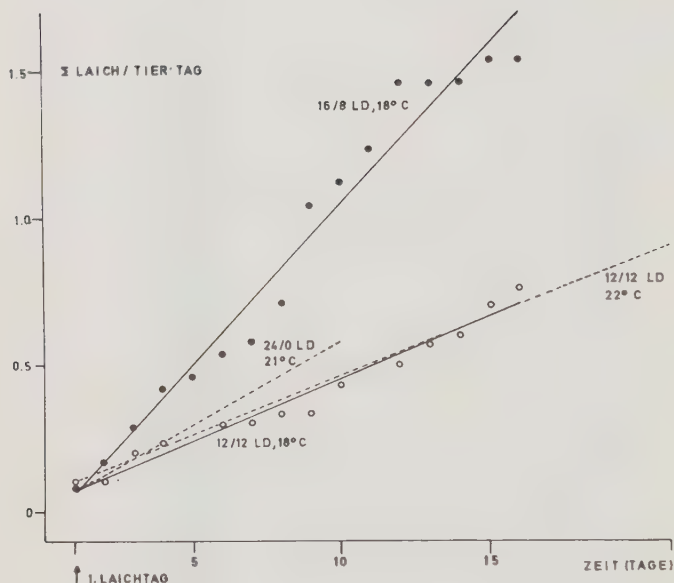


Abb. 3. Laichproduktion nach Brechung der Dormanz in 12/12 LD, 16/8 LD und Dauerlicht (siehe Tab.2). Die Laichproduktion ist als Σ Laich/Tier,Tag gegen die Zeit (Abszisse) von Beginn der Laichtätigkeit an aufgetragen (vgl. Tab. 2, Spalte 6). Die Regressionsgeraden (ausgezogene Linien) geben die Laichsumme pro Tier wieder bei 16/8 LD, 18°, Versuchszeit 6.11.-27.11. und bei 12/12 LD, 18°, Versuchszeit 27.11.-23.12. Die beiden Geraden sind mit $2p \ll 0,001$ gegen Null zu sichern, sie sind nicht parallel oder identisch ($2p \ll 0,001$): Die Laichproduktion im Langtag ist höher als im 12-Stundentag.

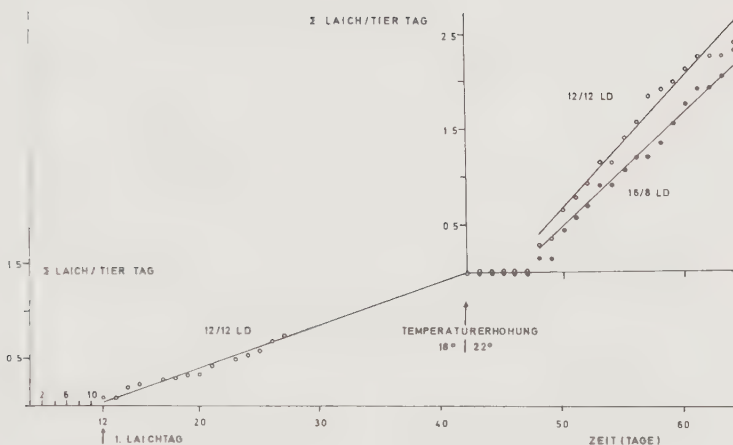


Abb. 4. Laichproduktion nach Verkürzung der Photo-
periode, aufgetragen wiederum als Σ Laich/Tier, Tag
gegen die Zeit (Abszisse) vom 1. Laichtag an.
30 Tiere, gesammelt am 26.11., lebten vom 27.11. bis
7.1. im 12/12 LD-Wechsel bei 18° C und legten 46
Laiche ab. (Erster Laich am 12. Beleuchtungstag)
Ab 8.1. wurden die Tiere in 2 Versuchsgruppen aufge-
teilt: bei 22° wurden bis zum 29.1.
14 Tiere im 16/8 LD-Wechsel gehalten, und für
14 Tiere der 12/12 LD-Wechsel beibehalten.
Die Tiere im Langtag erzielten dabei 33 Laiche, die
Kontrollgruppe 34 Laiche: die Verlängerung der täg-
lichen Lichtdauer von 12 auf 16 Stunden führte nicht
zu einer vermehrten Laichablage.

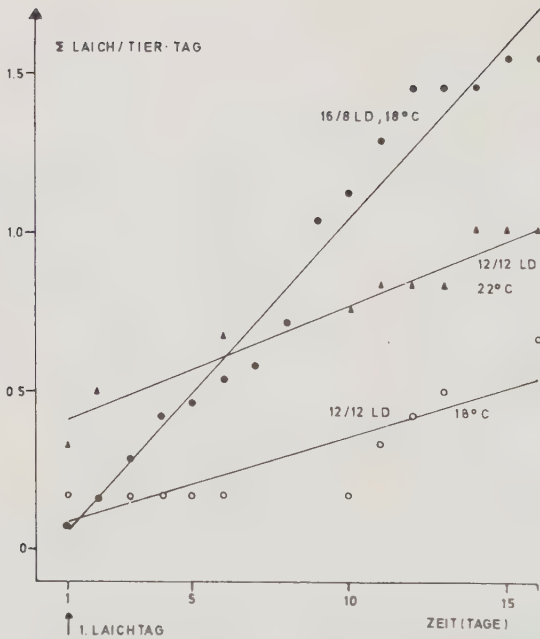


Abb. 5. Laichproduktion nach Verkürzung der täglichen Beleuchtungsdauer. 24 Tiere hatten vom 6.11.-27.11. im Langtag bei 18° 37 Laiche produziert (Tab. 2, Zeile 3), aufgetragen als Laichsumme pro Tier und Tag gegen die Zeit vom 1. Laichtag an (ausgefüllte Kreise). Vom 28.11.-23.12. wurde die Photoperiode von 16/8 auf 12/12 LD verkürzt, wobei 12 Tiere bei 22° (dunkle Dreiecke) und 12 Tiere bei 18° (Kreise) gehalten wurden. Nach der Umstellung laichen die Tiere 11-12 Tage nicht; danach liegt ihre Produktion niedriger als vorher im Langtag. (Alle Geraden sind mit $2p=0,001$ gegen Null zu sichern. Die Gerade für die Laichsumme bei 16/8 LD ist nicht parallel oder identisch mit den Geraden für die Laichsumme bei 12/12 LD; $2p=0,001$)

Versuchszeit	LD-Wechsel	Zahl der Tiere	Laiche
24.5.- 9.6.	8/16	9	0
23.4.-11.6.	8/16	20	8
23.4.-11.6.	natürlich	20	182

Tab. 3. Laichablage im künstlichen Kurztag (8/16 LD, 22^o C). Die Tiere waren einen Tag vor Versuchsbeginn im Freiland gesammelt worden.

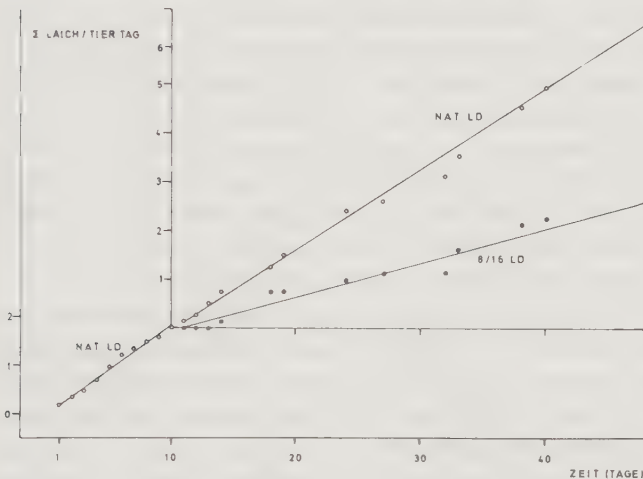


Abb. 6. Verminderung der Laichproduktion im Kurztag während der natürlichen Laichperiode. 24 Tiere legten vom 1.6. bis 10.6. unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen bei 22-23^o C 42 Laiche ab. Vom 11.6. bis 18.7. betrug die Laichzahl von 16 der Versuchstiere im Kurztag: 36, die der restlichen 8 Tiere unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen: 51. Die Regressionsgeraden, die die Laichsummen pro Tier repräsentieren, sind mit $2p=0,001$ gegen Null zu sichern und nicht parallel oder identisch ($2p<0,001$): die Laichproduktion ist im Kurztag geringer als unter natürlichem Hell-Dunkel-Wechsel.

2.5. Diskussion

2.5.1. Die Bedeutung der Temperatur

Lymnaea stagnalis laicht bei Wassertemperaturen, die unterhalb von 13° liegen, nicht mehr ab. Bei Temperaturerhöhung bis 19° wird die Laichproduktion gesteigert, zwischen 19 und 24° bleibt sie konstant hoch. Temperaturen um 26° erhöhen die Mortalität. VAN DER STEEN (1967) untersucht die Eiablage von *Lymnaea stagnalis* bei 15 und 20° und findet bei der höheren Temperatur eine intensivere Laichtätigkeit um das 2 bis 2,5-fache, während die Zahl der abgelegten Eier nicht beeinflusst wird; sie sei jedoch von der Art der Ernährung abhängig. Die Laichproduktion meiner Tiere bei 20° war gegenüber der Produktion bei 15° um den Faktor 2,5 erhöht, stimmt also mit den Befunden VAN DER STEENS gut überein.

Die absoluten Laichzahlen meiner Tiere liegen um das 2 bis 3-fache niedriger, als die von STEEN angegebenen Werte. Dies mag seine Ursache in den andersartigen Haltungsbedingungen haben, doch zeigen sich auch bei Tieren aus verschiedenen Biotopen Unterschiede in der Zahl der (im Labor) abgelegten Laiche.

So lieferten 10 Tiere mit einer Gehäusehöhe von 34mm, die im Maisinger See gefangen wurden, in 20 Tagen 27 Laiche, während 10 gleich große Tiere aus dem Ismanninger Seengebiet unter gleichen Bedingungen und zur selben Zeit 62 Laiche produzierten; für je 10 Tiere mit einer Gehäusehöhe von 37 mm betrug die Zahl der Laiche 23 bzw. 54.

Die für die mittleren täglichen Laichzahlen errechneten Standardabweichungen sind verhältnismäßig groß und liegen teilweise bei 50 % der Mittelwerte. Zwar ist der Einfluß der Temperatur auf die Fortpflanzungstätigkeit von *Lymnaea stagnalis* nachgewiesen, doch deuten die hohen Streuungen auf die Wirksamkeit auch anderer Faktoren hin, die im Versuch nicht konstant gehalten waren (siehe Seite 30, Der Einfluß des Luftdrucks auf die Laichtätigkeit).

2.5.2. Die Bedeutung der Photoperiode

Zwischen dem Umweltfaktor Licht und biologischen Vorgängen bestehen mannigfache Zusammenhänge. Einmal kann das Licht durch seine Intensität und Qualität wirken, zum anderen durch seine jahreszeitlich verschiedene tägliche Dauer, die Photoperiode, wobei häufiger die Länge der Hell- oder Dunkelphase, seltener deren Änderung von Bedeutung ist.

Die Fortpflanzung von *Lymnaea stagnalis* ist nicht an ein bestimmtes Lebensalter gebunden. Drei Monate nach dem Schlüpfen beginnen die Tiere - lange vor Beendigung des Körperwachstums - mit der Eiablage. Die Angaben über die Lebensdauer von *Lymnaea* sind unterschiedlich; es werden Zeiten genannt zwischen 13 Monaten und 5 Jahren (FRÖMMING 1956). Die Fortpflanzung zeigt eine Jahresrhythmik. Die oben beschriebenen Versuche erhellen, daß diese Rhythmik nicht von der Temperatur abhängig ist, sondern vorwiegend von der Photoperiode beeinflusst wird. *Lymnaea* stellt im Labor auch bei sonst günstigen Wassertemperaturen (22°) die Eiproduktion im September ein; sie wird jedoch nicht unterbrochen, wenn die Tiere unter Langtagbedingungen gehalten werden. Die Zahl der abgelegten Laiche wird dabei nicht reduziert. Dagegen vermindern die Tiere unter Kurztagbedingungen ihre Laichproduktion erheblich; dabei ist die Mortalität stark erhöht.

VAN DER STEEN (1967) kann bei Tieren, die er (in Amsterdam) unter Kurztagbedingungen hält, keine Verminderung der Laichproduktion feststellen. PRECHT I. (1967) konnte durch 8-stündige tägliche Beleuchtung die Dormanz von *Lymnaea* brechen, die sie im Herbst (in Kiel) gefangen hatte. Diese Befunde widersprechen den eigenen Ergebnissen nicht unbedingt, sind doch Anpassungen an die Lichtverhältnisse in verschiedenen Breiten innerhalb ein und der selben Art bekannt (u.a. Zusammenfassung BECK 1968).

Im Herbst und Winter gefangene Tiere befinden sich in

einem temperaturunabhängigen Dormanzstadium hinsichtlich der Fortpflanzungsfähigkeit. Dieses kann durch künstliche Beleuchtungsrhythmik (12/12, 16/8, 24/0 LD) gebrochen werden, wobei die Laichproduktion im Langtag etwa doppelt so groß ist wie im 12-Stunden-Tag oder bei Dauerlicht. Eine Erhöhung der Wassertemperaturen (18 bzw. 22°) allein kann die Fortpflanzung nicht wieder in Gang bringen.

Temperaturadaptierte Tiere (10 bzw. 23 Tage bei 20°, natürliche Beleuchtung) legen im Langtag nicht häufiger oder früher ab als frisch gefangene, ebenfalls im Langtag gehaltene Tiere (vgl. Tab. 1 und 2).

Die natürliche Tageslänge bei Beginn und Ende der Laichperiode liegt bei etwa 12 Stunden. 12-stündige tägliche Beleuchtung genügt, um Dormanztiere zur Eiablage zu veranlassen. Eine Verlängerung der täglichen Beleuchtungsdauer von 12 auf 16 Stunden brachte keine Steigerung der Laichproduktion gegenüber 12/12 LD Tieren. Andererseits konnte sie gesenkt werden bei einer Verkürzung der Tageslänge von 16 auf 12 Stunden.

Ökologisch ist eine temperaturabhängige Steuerung der Fortpflanzungstätigkeit ein sehr unvollkommener Mechanismus, da sie auf stets auftretende witterungsbedingte Schwankungen der Wassertemperatur reagieren muß. Gerade in kleinen, temporären Gewässern, wie sie häufig von *L. stagnalis* besiedelt werden, herrschen an manchen Tagen im zeitigen Frühjahr an südexponierten Ufern bei Sonnenschein Wassertemperaturen von mitunter 20°, während nachts Temperaturen um den Gefrierpunkt auftreten können (WESENBERG-LUND 1939). Ähnliche Verhältnisse kann man auch im Spätherbst finden.

Eine wirkungsvollere zeitliche Anpassung der Fortpflanzung an den jahresrhythmischen Wechsel der Lebensbedingungen ist in der photoperiodisch gesteuerten Diapause zu sehen. Fakultative Diapausen sind häufig. Als auslösender Faktor für den Eintritt der Dormanz oder ihre Unterbrechung spielt dabei die Tageslänge die wichtigste Rolle.

Die Frage, ob die winterliche Fortpflanzungsruhe bei *L. stagnalis* als Quieszenz anzusehen ist, oder ob es sich um das komplizierte Phänomen der Diapause handelt, ist, ohne weitere Versuche abzuwarten, schwerlich zu beantworten. Für die Annahme einer photoperiodisch gesteuerten Diapause spricht die Tatsache, daß - auch bei temperaturadaptierten Tieren - nicht sofort nach Beginn des künstlichen Beleuchtungsrhythmus die Laichablage erfolgte, sondern erst nach 10 bis 14 Tagen. (Dies gilt für alle untersuchten Tageslängen.) Auch PRECHT I. (1967) beobachtet die erste Laichablage nach 11 bis 14 Beleuchtungstagen. In dieser Zeit könnten endokrin bedingte Veränderungen im Reproduktionssystem stattgefunden haben. In diesem Zusammenhang sind Ergebnisse JOSSEES (1964) interessant; er findet bei *Lymnaea stagnalis* jahresrhythmische Unterschiede in der männlichen Komponente der Zwitterdrüse mit einem Maximum spermatogenetischer Aktivität im Frühjahr.

3. Körpergröße und Fortpflanzung

3.1. Einleitung

Für die Versuche zur Frage über den Zusammenhang zwischen Luftdruck und Laichtätigkeit (Seite 30 ff.) standen Tiere unterschiedlicher Körpergröße - und damit verschiedenen Alters - zur Verfügung. So schien es notwendig zunächst zu klären, ob und wie weit Laich- und Eiproduktion von der Körpergröße abhängig sind.

3.2. Methodik

5 Gruppen von je 10 Tieren wurden in Aquarien mit je 15 l Wasserinhalt gehalten. Die 5 Gruppen unterschieden sich durch die Gehäusehöhe der Tiere. Diese wurde zwischen Apex und ventralem Mündungsrand gemessen. Die mittlere Gehäusehöhe (in mm) der Gruppen betrug bei Versuchsbeginn: $33,9 \pm 0,7$; $37,0 \pm 0,7$; 40,0; $42,9 \pm 0,6$; $45,9 \pm 0,8$.

Tote Tiere wurden ersetzt durch Reservetiere, die unter gleichen Bedingungen lebten. Alle Becken wurden belüftet, das Wasser über Aktivkohlefilter ständig gereinigt. Die Tiere lebten im Langtag (16/8 LD, ca. 800 Lux, 22° C). Gefüttert wurde Salat ad libidum. Die abgelegten Laiche wurden täglich entfernt. Das Volumen (ml) der Laiche wurde in einer Bürette bestimmt, die Eigröße (großer Durchmesser des Eies in mm) mit dem Okularmikrometer unter dem Mikroskop gemessen.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Körpergröße und Laichproduktion

Es kann kein Zusammenhang gefunden werden zwischen der Zahl der produzierten Laiche und der Körpergröße bei Tieren mit Gehäusehöhen zwischen 34 und 46 mm. Die Gesamtproduktion in 20 Tagen ist aus folgender Tabelle zu ersehen:

Gehäusehöhe	Zahl der Laiche von je 10 Tieren in 20 Tagen
34 mm	27
37 mm	22
40 mm	28
43 mm	25
46 mm	25

3.3.2. Körpergröße und Laichhäufigkeit

Die Laichhäufigkeit (Zahl der in 24 Stunden von 10 Tieren erzielten Laiche) ist körpergrößenunabhängig (Abb. 7). Die Produktion zeigt über längere Zeit keine Gleichverteilung; vielmehr erscheinen in allen 5 Versuchsgruppen, unabhängig von der Körpergröße, zur gleichen Zeit Tage mit höherer Produktion und Tage mit geringerer Produktion. Der zeitliche Verlauf der Laichtätigkeit für Tiere unterschiedlicher Körpergröße ist in Abbildung 8 dargestellt. Die Ähnlichkeit der Kurvenzüge fällt auf. Alle sind positiv signifikant korrelierbar (Tab. 4).

Gehäusehöhe	34	37	40	43	46
34		0,02	0,001	0,005	0,001
37			0,02	0,05	0,005
40				0,10	0,02
43		2p ≤			0,005
46					

Tab. 4. Signifikanzniveaus für die Korrelationen der in Abb. 8 dargestellten Kurvenzüge.

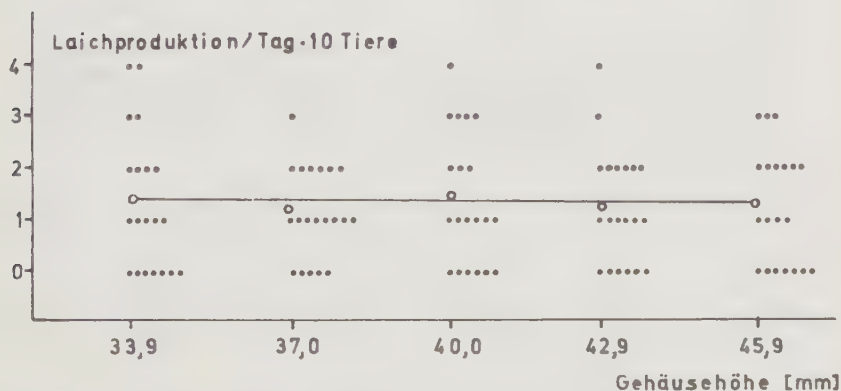


Abb. 7. Zusammenhang zwischen Laichhäufigkeit (Anzahl der täglich von je 10 Tieren abgelegten Laiche) und der Körpergröße.

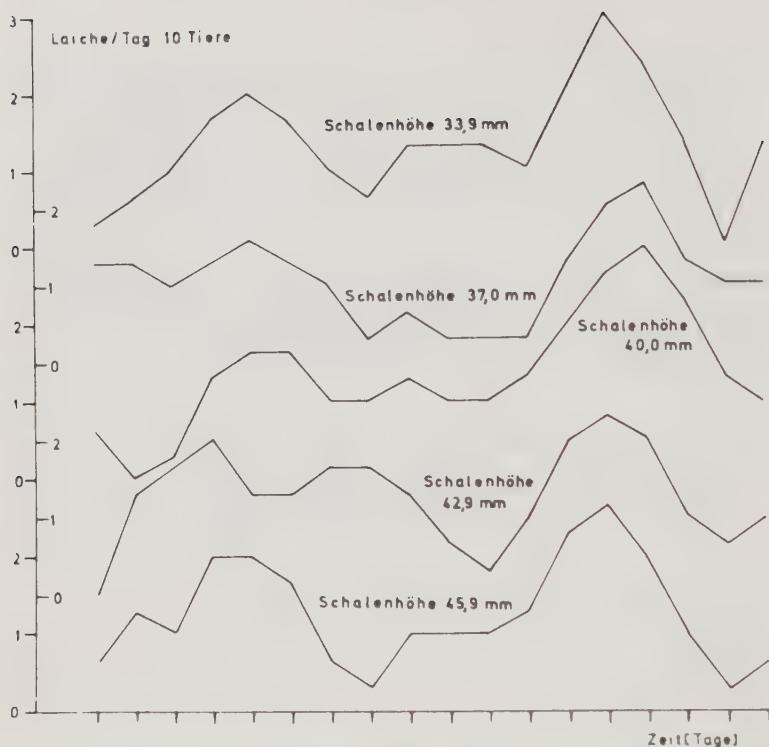


Abb. 8. Zeitlicher Verlauf der täglichen Laichablage von 5 Gruppen von Versuchstieren, die sich in ihrer Gehäusegröße unterschieden. Jede Gruppe bestand aus 10 gleichgroßen Tieren. Die aufgetragenen Werte stellen gleitende 3-Tagesmittel dar. Zwischen den Kurven besteht signifikante Korrelation (Tab. 4.).

3.3.3. Körpergröße und Laich- und Eigrößen; Eizahlen pro Laich.

Bei Tieren mit Gehäusehöhen zwischen 34 und 46 mm wächst die Laichgröße mit der Gehäusehöhe, ebenso steigt die Zahl der pro Laich abgesetzten Eier. Die Größe der Eier ist ebenfalls abhängig von der Körpergröße der Tiere (Abb. 9, 10, 11).

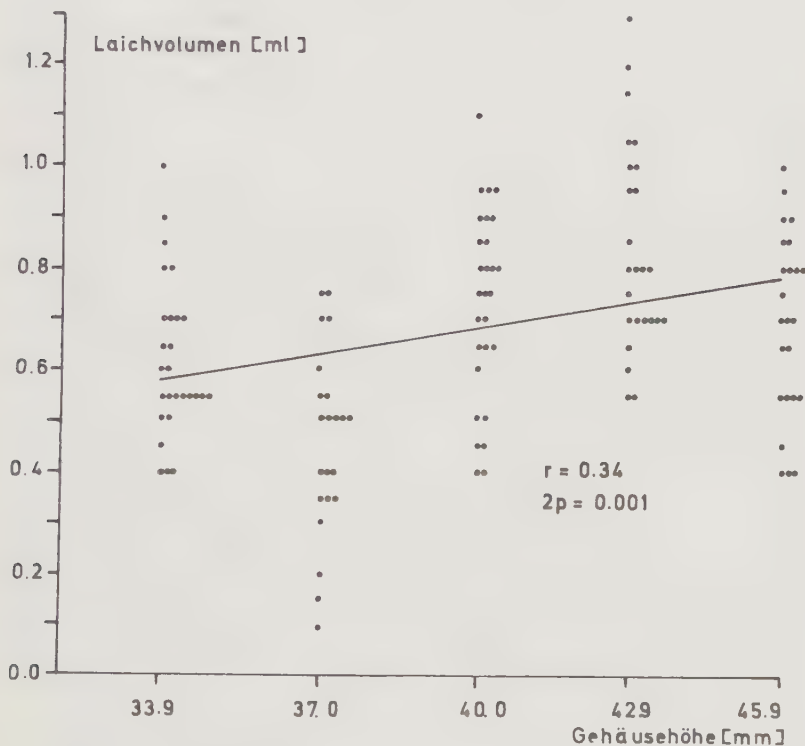


Abb. 9. Abhängigkeit der Laichgröße von der Körpergröße der Tiere.

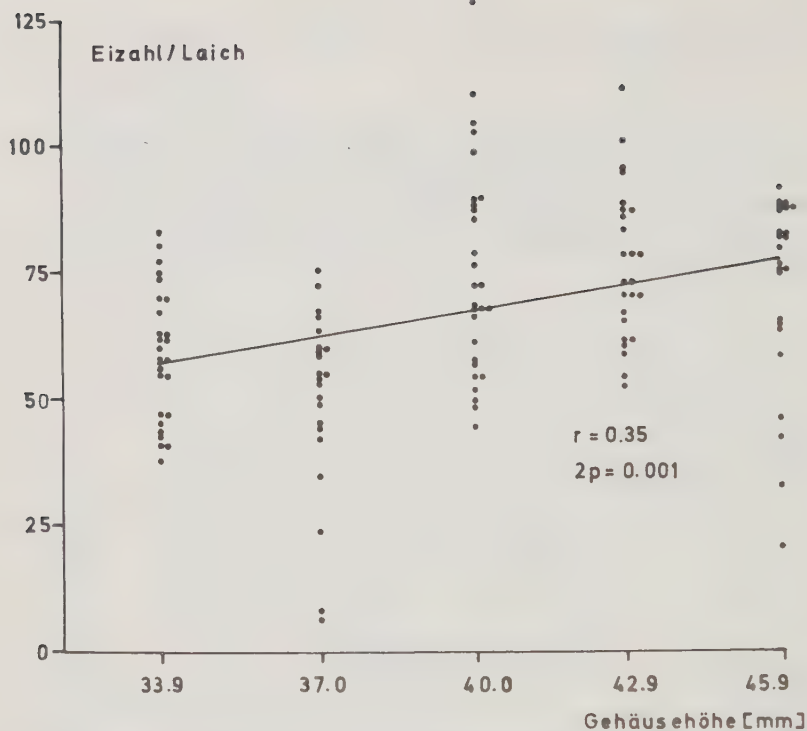


Abb. 10. Beziehung zwischen Körpergröße der Tiere und der Zahl der im Laich enthaltenen Eier.

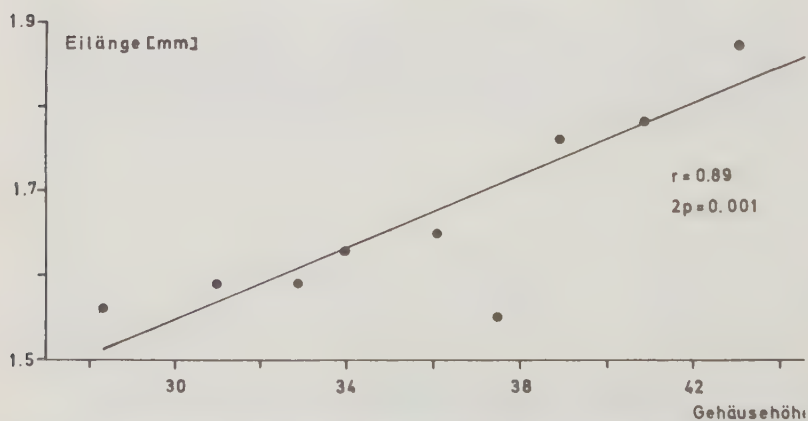


Abb. 11. Beziehung zwischen Körpergröße und Eigröße. Die Streuungen liegen zwischen 5 und 8 % der aufgetragenen Mittelwerte, denen je 30 Einzelmessungen zugrunde liegen.

3.4. Diskussion

Die Befunde zeigen, daß schon kleine Tiere eine gleichgroße Laichproduktion zeigen wie größere (ältere) Tiere. Sie kann verändert werden durch die Temperatur (siehe 2.3.) und in gewisser Weise durch die Dauer der Photoperiode (siehe 2.4.). Die Größe der Laiche und die Zahl der Eier pro Gelege steigen mit zunehmender Körpergröße. Nach VAN DER STEEN (1967) kann die Zahl der Eier durch die Umgebungstemperatur und die Lichtintensität nicht beeinflusst werden, jedoch ist sie abhängig von der Art der Ernährung und dem Laichintervall. Die Eigröße ist eine Funktion der Körpergröße. Sie ist nach VAN DER STEEN nicht beeinflussbar durch Ernährungsfaktoren oder die Lichtintensität.

Das wesentliche Ergebnis der beschriebenen Versuche ist in der Tatsache zu sehen, daß bei 5 von einander unabhängigen Gruppen von Versuchstieren eine gemeinsame Tendenz in der Häufigkeit der zur gleichen Zeit abgelegten Laiche sichtbar wurde. Diese Tendenz ist nur dann statistisch abzusichern, wenn gleitende Mittelwerte der täglichen Laichzahlen über jeweils 3 Tage betrachtet werden, nicht aber bei ungemittelten täglichen Werten. Die in jeder Gruppe verwendete Anzahl von nur 10 Tieren ist sicher zu gering, um diese an sich vielleicht nur schwache Tendenz auch bei ungemittelten Werten aufzuzeigen. Die gut übereinstimmenden Kurven des zeitlichen Verlaufs der Laichhäufigkeiten weisen auf die gleichsinnige Wirkung eines nicht kontrollierten Umweltfaktors.

Es ist nicht notwendig, in den einleitend erwähnten Versuchen zur Frage nach einem möglichen Zusammenhang zwischen Luftdruck und Laichhäufigkeit, Versuchstiere gleichen Alters oder gleicher Größe zu verwenden.

4. Der Einfluß des Luftdrucks auf die Laichtätigkeit

4.1. Einleitung

Die Frage, inwieweit Organismen vom atmosphärischen Luftdruck beeinflußt werden, ist oft gestellt worden. In zahlreichen Arbeiten wird über die Beziehung zwischen biologischen Größen und dem Luftdruckgeschehen berichtet. Doch sind - von wenigen Ausnahmen abgesehen - Kausalzusammenhänge nicht nachgewiesen worden. Vielmehr scheinen luftdruck-korrelierte geophysikalische Parameter wirksam zu sein.

VIVENOT (1860) zeigte, daß Puls und Atemfrequenz des Menschen bei künstlichen Luftdrucken von 1,2 bis 1,4 Atmosphären abnehmen. Nach LOMBARD (1892) nimmt die Ermüdbarkeit der Beugemuskeln des Ringfingers bei fallendem Luftdruck zu, bei Luftdruckanstieg dagegen ab. Ebenso sei die Stärke des Patellarreflexes vom Luftdruck abhängig (LOMBARD 1887). Bei hohem Luftdruck beobachtete HODGE (1897) eine gesteigerte Laufaktivität bei Hunden, und STEWARD berichtet 1898 über eine negative Korrelation zwischen Luftdruck und motorischer Aktivität bei grauen Ratten und über positive Korrelation bei weißen Ratten. Nach ANDERSON (1923) beeinflußt die Höhe des Luftdrucks die Laichablage von *Bulimus spec.* Allerdings basiert seine Aussage nur auf der Auswertung von 35 Eigelegen, die fast alle innerhalb einer Woche vorgefunden worden waren. BROWN und seine Mitarbeiter finden bei Algen, Karotten, Austern, Muscheln, Winkerkrabben, Molchen, Schnecken und Ratten signifikante Korrelationen zwischen dem atmosphärischen Luftdruck und biologischen Meßwerten (BROWN, WEBB, MACEY 1957).

Der Sauerstoffverbrauch von keimenden Kartoffeln sinkt bei Luftdruckanstieg und wächst bei fallendem Druck. Dies gilt auch für die Braunalge *Fucus spec.* Karotten mindern ihren

Sauerstoffverbrauch sowohl bei steigendem, als auch bei fallendem Luftdruck (BROWN, FREELAND, RALPH 1955). Negative Korrelationen zwischen Sauerstoffverbrauch und gleichzeitigen barometrischen Luftdruckänderungen werden bei *Triturus spec.* und zwei Arten von Winkerkrabben gefunden (BROWN et al. 1955). Ein Einfluß des Luftdrucks auf das Orientierungsverhalten der Schnecke *Ilyanassa obsoleta* Say wird von BROWN, WEBB, BRETT (1960) beschrieben. Zwischen dem sonnentägigen Aktivitätsrhythmus von *Cambarus virilis* und den gleichzeitigen Änderungen des Luftdrucks besteht negative Korrelation (GUYSELMAN 1957). Die Tanzfrequenz der Honigbiene ist bei steigender barometrischer Tendenz erhöht, und zwar offensichtlich in Abhängigkeit von der Entfernung, über die informiert werden soll (BRÄUNINGER 1964). TRUCHAN und BOYER (1972) registrierten die motorische Aktivität von Albinomäusen über einen Zeitraum von sechs Monaten und fanden eine negative Korrelation zum Luftdruck. Aus dem Gebiet der Mikrobiologie berichtet BORTELS (1951) über meteorologische Beziehungen. So fixiert *Azotobacter chroococcum* Beijerinck beim Witterungsumschwung von Tief- zu Hochdruckwetter intensiver Luftstickstoff. Weiterhin sei die Häufigkeit schwärmender Zoosporen von *Phytophthora infestans* De Bary positiv mit der Luftdruckänderung korreliert. Dies soll auch für die Speicherung von Volutin bei Hefen gelten. Die Virulenz des Erregers der Tabakwildfeuerkrankheit, *Pseudomonas tabaci* Stevens, ist positiv korreliert mit großräumigen Luftdruckänderungen. Atmosphärische Vorgänge üben einen Effekt auf die Keimung von *Oenothera*-Samen aus: bei Hochdruck sind die Keimzahlen erhöht, bei Tiefdruckwetterlagen vermindert (BREZOWSKY 1965).

Über die Wirkung experimenteller Luftdrucke liegen wenige Berichte vor. HAYDEN und LINDBERG (1969) konnten mit einem künstlichen 24-stündigen Luftdruckzyklus die Phasenlage des endogenen circadianen Rhythmus der Körpertemperatur von Taschenmäusen verschieben. Die negative Phototaxis des Kornkäfers *Calandra granaria* L. steht in positiver Korrelation zu äußeren Luftdruckschwankungen. In einem künstlichen Luftdruckwechsel folgen die Tiere den vorgegebenen

Druckänderungen (BIRUKOW 1964a,b).

Nicht nur biologische, sondern auch physikalische Phänomene werden mit dem Luftdruckgeschehen in Zusammenhang gebracht. So beobachtet BORTELS (1951, 1954), daß Calciumphosphat in Lösung in Abhängigkeit von den herrschenden Luftdruckbedingungen mit verschiedener Geschwindigkeit und in unterschiedlicher Form ausfällt. Auch sei die Häufigkeit, mit der unterkühltes Wasser gefriert, bei steigendem Luftdruck größer.

Bei Versuchen mit der Schlammschnecke *Lymnaea stagnalis* (L.), die unter Laborbedingungen gehalten wurde, konnten deutliche Schwankungen in der Zahl der täglich vorgefundenen Eigelege festgestellt werden. Diese Schwankungen werden in Beziehung zum barometrischen Luftdruck bzw. zu Luftdruckänderungen gebracht. Es wird gezeigt, daß das Vorzeichen des Korrelationskoeffizienten zwischen Laichtätigkeit und Luftdruck sich im Laufe des synodischen Monats ändert; dabei werden jahreszeitliche Unterschiede sichtbar.

4.2. Methodik

Die Versuche sind mit Ziffern 1 bis 11 bezeichnet. Versuchszeit und -dauer sind aus den Tabellen 5 und 6 ersichtlich. Die Tiere für die Versuche 1 - 3 waren im Herbst gesammelt und 2 Wochen vor Versuchsbeginn unter den späteren Bedingungen gehalten worden; für die Versuche 4 - 11 wurden die Tiere jeweils 3 - 4 Wochen vor Versuchsbeginn gefangen und dann zur Akklimation ebenfalls unter den geplanten Versuchsbedingungen gehalten. Verwendet wurden nur Tiere mit einer Gehäusehöhe von 34 bis 46 mm. Tote Tiere wurden in den Versuchen 4, 5, 9, 10 und 11 durch akklimatisierte neue Tiere ersetzt. Die Zahl der Versuchstiere betrug:

in Versuch 1: 45, eingegangen: 15

in Versuch 2: 126, eingegangen: 59

in Versuch 3: 69, eingegangen: 13

in Versuch 4: 50, tote Tiere wurden ersetzt
in Versuch 5: 20, tote Tiere wurden ersetzt
in Versuch 6: 49, eingegangen: 14
in Versuch 7: 49, eingegangen: 15
in Versuch 8: 46, eingegangen: 12
in Versuch 9, 10 und 11: je 35 Tiere; tote Tiere wurden ersetzt.

In den einzelnen Versuchen waren die Tiere gemeinsam gehalten worden; die Wassermenge war so gewählt, daß pro Tier 1,5 Liter Wasser zur Verfügung standen. Die Becken wurden durch elektrische Aquarienbelüfter ständig mit Frischluft durchströmt, das Wasser wurde über Aktivkohle gereinigt. (Die Kohle wurde in Abständen von etwa 10 Tagen erneuert.)

Die Versuchstiere lebten unter Langtagbedingungen (16/8 LD), die Hell-Phase lag zwischen 4 und 20 Uhr. Die Beleuchtungsstärke betrug über der Wasseroberfläche 800 bis 1000 Lux.

Die Wassertemperaturen waren auf $\pm 0,5^{\circ}$ C konstant. Sie betrugen für Versuch 1: 15° ; 2: 17° ; 3: 22° ; 4: $19,8^{\circ}$; 5: 22° ; 6: 21° ; 7: 19° ; 8: 23° ; 9: $22,4^{\circ}$; 10: $18,8^{\circ}$; 11: $18,3^{\circ}$.

Futter wurde ad libitum gegeben, und zwar im Sommer Kopfsalat, im Winter zusätzlich Endiviensalat. An tierischem Eiweiß wurden getötete *Cepaea* geboten.

Die abgelegten Laiche wurden jeweils zwischen 8 und 10 Uhr gezählt und entfernt. Die täglichen Laichzahlen (Laichhäufigkeit) wurden auf 100 Tiere umgerechnet.

Die Messung des Luftdrucks während der Versuche 1 bis 8 geschah mit einem Fuess Barographen. Die in die Berechnungen eingegangenen mittleren täglichen Luftdrucke wurden durch Planimetrieren (Ott Linealplanimeter) der Barographen-Kurven erhalten. Für die Versuche 9 bis 11 standen die Barographenstreifen des Wetteramtes München Bavaria-Ring zur Verfügung.

4.3. Ergebnisse

4.3.1. Die negative Korrelation zwischen Laichproduktion und Höhe des barometrischen Luftdrucks

In 11 Versuchen über insgesamt 626 Versuchstage wurde die tägliche Laichproduktion von *Lymnaea stagnalis* bestimmt. Die Versuche wurden sowohl während der natürlichen Laichperiode (März bis September), als auch während der eigentlichen Fortpflanzungsruhe durchgeführt (Tab. 5).

Um einen möglichen Effekt des atmosphärischen Luftdrucks auf die Laichproduktion aufzuzeigen, wird der Korrelationskoeffizient r bestimmt zwischen der Zahl der täglich abgelegten Laiche und dem gleichzeitig herrschenden mittleren Luftdruck.

In zwei Versuchen (Versuch 2, Dauer 51 Tage und Versuch 3, Dauer 28 Tage) kann eine negative signifikante Korrelation errechnet werden (t -Test). Die Tiere dieser beiden Versuche laichen also bei niederem Luftdruck häufiger ab als bei hohem (Abb. 12 und 13). Die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt 5 bzw. 2,5 %. Die Korrelationskoeffizienten für die Wertepaare der übrigen Versuche sind nicht gegen Null zu sichern. Die statistischen Werte gibt Tabelle 6.

4.3.2. Zeitabschnitte mit positiver oder negativer Korrelation und ohne signifikante Beziehung

Bei genauerer Analyse der Laich- und Druckkurven ergab sich der interessante Sachverhalt, daß in den einzelnen Versuchen zeitliche Bereiche mit negativer Korrelation neben solchen vorhanden sind, in denen keine zu sichernde Beziehung zwischen Laichhäufigkeit und Luftdruck besteht. So sind beide Parameter in der ersten Hälfte von Versuch 6

Versuch	1	:	23.11.	-	21.12.1970
	2	:	8. 1.	-	27. 2.1971
	3	:	9. 3.	-	5. 4.1971
	4	:	20. 4.	-	28. 5.1971
	5	:	28. 6.	-	27. 7.1967
	6	:	22. 6.	-	4. 9.1971
	7	:	8. 7.	-	4. 9.1971
	8	:	8. 7.	-	4. 9.1971
	9	:	20. 9.	-	17.12.1971
	10	:	20. 9.	-	17.12.1971
	11	:	20. 9.	-	17.12.1971

Tab. 5. Beginn und Ende der Versuche 1 bis 11.

Versuch	d	N	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	2p
1	29	28	958,8	7,8	-0,19	-0,17	0,40
2	51	50	949,3	10,8	-0,28	-0,13	0,05
3	28	27	942,8	19,5	-0,44	-0,42	0,025
4	39	38	947,0	17,7	-0,08	-0,13	0,70
5	30	29	956,6	15,3	+0,37	+0,99	0,10
6	75	74	953,0	27,4	-0,03	-0,08	0,80
7	59	58	953,3	14,9	-0,04	-0,10	0,80
8	59	58	953,3	23,1	-0,25	-0,80	0,10
9	89	88	956,2	23,5	+0,02	+0,02	0,90
10	89	88	956,2	25,8	-0,06	-0,08	0,60
11	89	88	956,2	18,7	+0,07	+0,08	0,50

Tab. 6. Statistische Werte der Korrelation zwischen Laichhäufigkeit (100 mal Laich/Tier, Tag) und gleichzeitigem mittlerem Luftdruck.

d : Versuchsdauer (Tage)

N : Zahl der zur Rechnung verwendeten Wertepaare

$\bar{p}$: mittlerer Luftdruck (mb) des Einzelversuchs

$\bar{L}$: mittlere Laichproduktion des Einzelversuchs

r : Korrelationskoeffizient

b : Steigungsmaß der Regressionsgeraden

2p : Irrtumswahrscheinlichkeit.

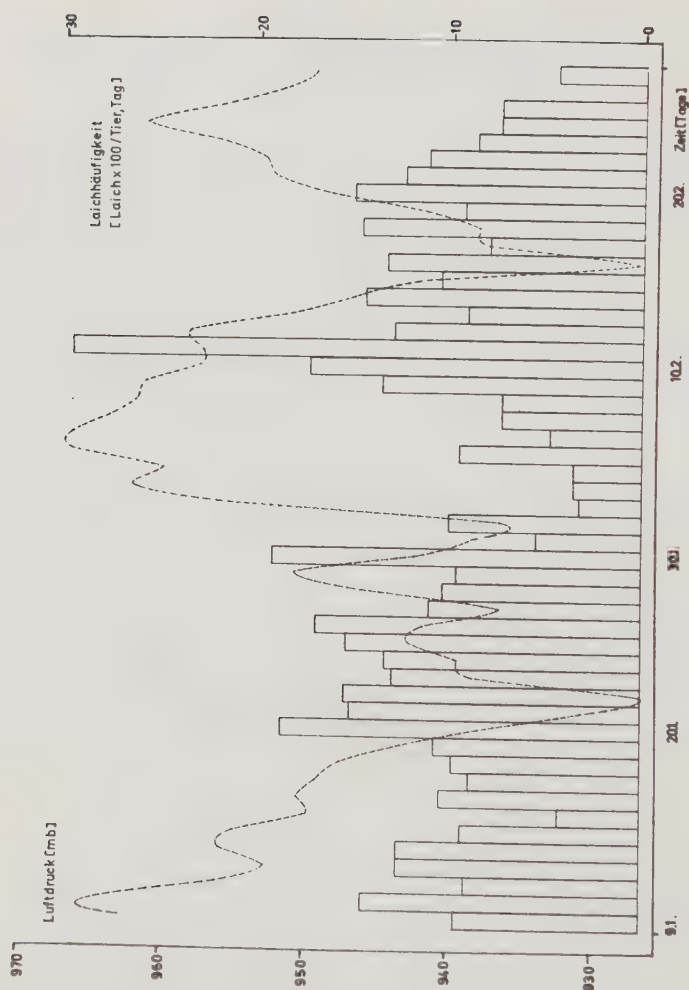


Abb. 12. Zeitlicher Verlauf der Laich- und Druckwerte. Versuch 2, Dauer vom 8.1.-27.2.
 Abszisse: Zeitachse. Die Breite einer Säule repräsentiert die Dauer eines Beobachtungstages.
 Ordinate: gestrichelte Kurve: mittlerer täglicher Luftdruck. Histogramm: tägliche Laichproduktion.
 Die negative Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck ist mit $2p = 0,05$ signifikant.

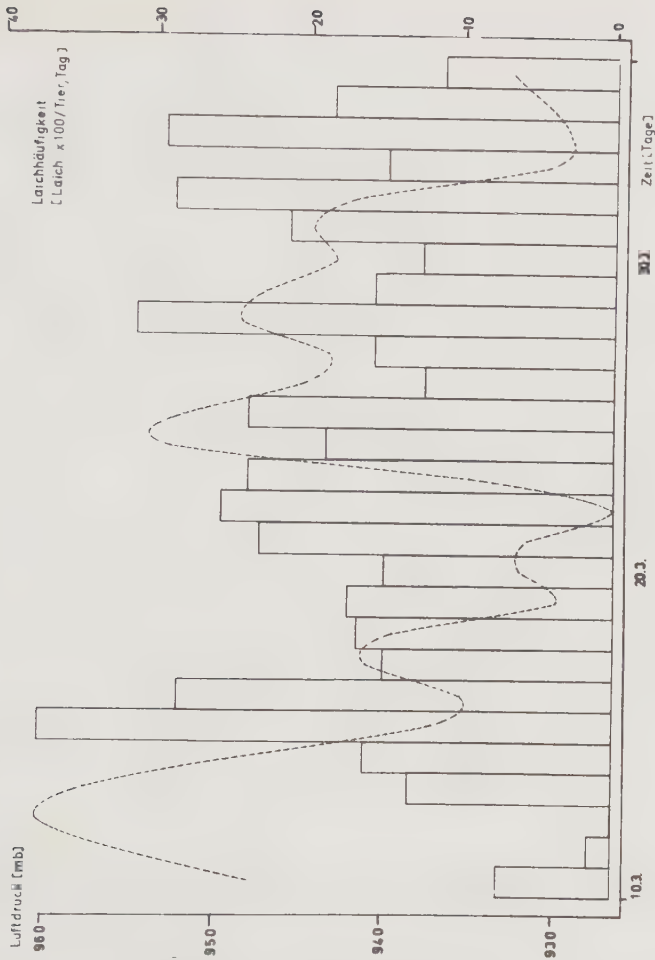


Abb. 13. Zeitlicher Verlauf der Laich- und Druckwerte. Versuch 3, Dauer vom 9.3.-5.4. Erklärung siehe Abb. 12.
Zwischen täglicher Laichproduktion und Luftdruck besteht negative Korrelation ($2p = 0,025$).

negativ korreliert: $N=35$, $r=-0,34$, $2p=0,05$. In der restlichen Versuchszeit tritt keine Korrelation auf.

Ähnliches gilt für die Werte von Versuch 11: in den ersten 50 Versuchstagen sind Laich- und Druckwerte negativ korreliert ($2p=0,05$), für das letzte Drittel des Versuchs kann eine Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck nicht nachgewiesen werden.

Außerdem war festzustellen, daß in bestimmten Zeitabschnitten auch positive Korrelationen auftraten. Für Versuch 5 gilt: die ersten 26 Wertepaare sind auf dem 5%-Signifikanzniveau positiv korreliert.

Selbst innerhalb einer Versuchstiergruppe können zeitliche Bereiche mit positiver, negativer und nicht nachweisbarer Korrelation miteinander abwechseln:

Versuch 7: von Tag 1 bis 5: $r=+0,95$ $2p=0,02$
6 bis 12: $r=-0,89$ $2p=0,01$
13 bis 29: $r=+0,51$ $2p=0,05$
30 bis 58: keine zu sichernde Korrelation.

Versuch 8: von Tag 1 bis 10: keine signifikante Korrelation
11 bis 17: $r=+0,83$ $2p=0,025$
18 bis 41: $r=-0,66$ $2p=0,001$
42 bis 51: keine signifikante Korrelation
52 bis 57: $r=-0,83$ $2p=0,05$

Versuch 10: von Tag 1 bis 10: $r=-0,75$ $2p=0,02$
11 bis 20: keine signifikante Korrelation
21 bis 40: $r=-0,45$ $2p=0,05$
41 bis 45: keine signifikante Korrelation
46 bis 55: $r=+0,78$ $2p=0,01$
56 bis 80: keine signifikante Korrelation
81 bis 86: $r=+0,98$ $2p=0,005$

Versuch 9: Korrelationen treten nur kurzzeitig auf, für die Mehrzahl der Versuchstage ist ein Zusammenhang zwischen Laichtätigkeit und Luftdruck nicht nachzuweisen. Positive Korrelation ist zu finden vom Tag 1 bis 10 ($2p=0,025$) und

39 bis 43 ($2p=0,05$), negative Korrelation vom Tag 44 bis 48 ($2p=0,01$).

Die tägliche Laichproduktion und die gleichzeitigen Luftdruckwerte sind aus den Abbildungen im Anhang ersichtlich.

Die Aufteilung der Einzelversuche in Teilstücke mit positiver und negativer Korrelation war willkürlich vorgenommen worden. Durch Übereinanderprojizieren der entsprechenden Laich- und Druckkurven waren die Bereiche herausgesucht worden, für die eine Berechnung des Korrelationskoeffizienten erfolgversprechend schien. Dieses Vorgehen ermöglicht lediglich folgende Aussage:

Es besteht eine Beziehung zwischen der Laichproduktion von *L. stagnalis* und dem barometrischen Luftdruck. Diese Abhängigkeit ist in Zeitabschnitten unterschiedlicher Länge der einzelnen Versuche nachzuweisen. In anderen Versuchsabschnitten kann keine korrelative Verknüpfung der Meßwerte gefunden werden. Sowohl positive als auch negative Korrelationen treten auf. Änderungen des Vorzeichens des Korrelationskoeffizienten für die Meßdaten ein und derselben Versuchstiergruppe können beobachtet werden.

4.3.3. Systematische Trennung der Versuchszeiten in Teilbereiche

Es galt nun die Zeiträume mit positiver bzw. negativer Korrelation genauer zu bestimmen und von den nicht korrelierten abzutrennen. Es schien sinnvoll danach zu suchen, ob in allen Versuchen Vorzeichenänderungen des Korrelationskoeffizienten auftreten, und ob diese Änderungen in gesetzmäßiger Weise ablaufen.

Es wurden Korrelationsrechnungen für verschieden lange Zeiträume innerhalb der Einzelversuche durchgeführt und zwar für jeweils 5, 10, 15,45 Tage. Diese Korrelationszeiten wurden - im Hinblick auf Geschwindigkeit und

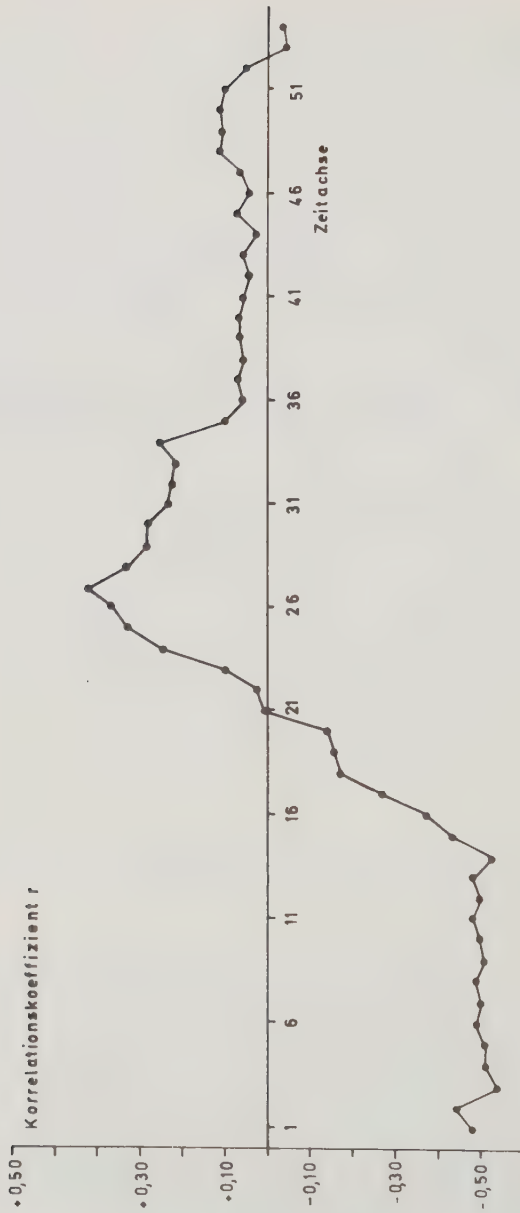


Abb. 14. Versuch 6, zeitlicher Verlauf der Vorzeichenänderung des Korrelationskoeffizienten r für überlappende Korrelationsdauer von 20 Tagen. Die Koeffizienten sind fortlaufend gegen die Zeit aufgetragen. Der Wert für die Zeit von Tag 1 bis 20 liegt beim Abszissenwert 1, für die Zeit von Tag 2 bis 21 beim Abszissenwert 2, usf.

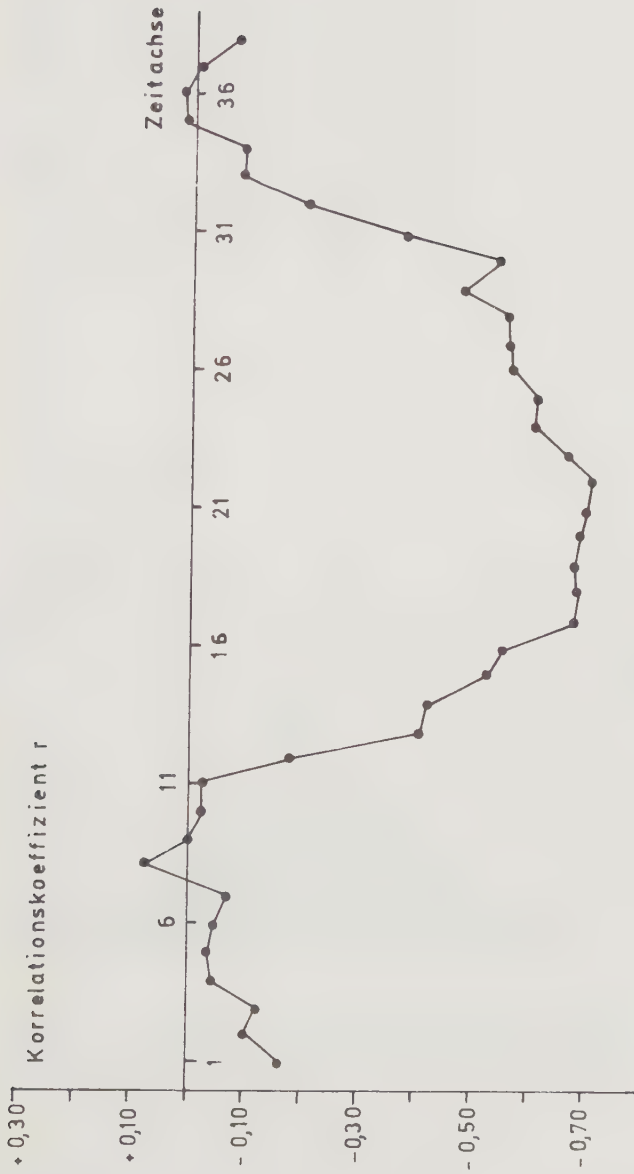


Abb. 15. Versuch 8, zeitlicher Verlauf der Vorzeichenänderung des Korrelationskoeffizienten r für überlappende Korrelationsdauer von 20 Tagen. (siehe Abb. 14)

Zeitpunkt der Vorzeichenänderung - überlappend gewählt. So griffen diese Teilzeiten die Gesamtversuchsdauer gewissermaßen in Ein-Tages-Schritten ab. Für die Korrelationszeit von 5 Tagen gilt beispielsweise: es werden die Wertepaare korreliert für Tag 1 bis 5 (einschließlich), 2 bis 6, 3 bis 7, usw. In Abb. 14 und 15 sind die auf diese Weise erhaltenen Koeffizienten für Versuch 6 und 8 bei einer Korrelationsdauer von 20 Tagen in zeitlicher Reihenfolge aufgetragen; die Kurven zeigen den zeitlichen Verlauf der Änderung von r .

4.3.3.1. Häufigkeit signifikanter positiver und negativer Fälle

Sämtliche Koeffizienten, die durch die oben beschriebene rechnerische Bearbeitung erhalten werden, werden nun für alle Versuche gemeinsam betrachtet und auf ihre Signifikanz geprüft (t-Test). Als Signifikanzgrenzen sollen $2p=0,01$ bzw. $2p=0,05$ gelten.

Alle von Null verschiedenen Koeffizienten werden ausgewählt. Sie werden getrennt nach positivem bzw. negativem Vorzeichen und ihre Häufigkeit in % der Gesamtzahl der (für die einzelnen Korrelationszeiten von 5, 10, 15, ... 45 Tagen) ermittelten Koeffizienten ausgedrückt (Tab. 7a). In Abb. 16 sind die relativierten signifikanten Fälle aufgetragen, wiederum bei verschieden großer Anzahl von Wertepaaren (= verschieden lange Korrelationszeit in Tagen). Folgender Befund ergibt sich:

1. Unabhängig von der Korrelationsdauer erhält man vorwiegend negative Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruck.
2. Die größte Häufigkeit zu sichernder negativer Fälle (sowohl auf dem 5%, als auch auf dem 2 und 1% Niveau) tritt dann auf, wenn für die Korrelationsrechnung die

Meßwerte von jeweils 25 (20 bis 30) aufeinander folgenden Tagen verwendet werden.

3. Die Meßwerte kürzerer oder längerer Zeiträume sind weniger häufig korrelierbar.
4. Positive Koeffizienten treten nur bei Rechnung mit weniger Wertepaaren auf. Für $N=5$ ist die Häufigkeit am größten.
5. Zwischen Laichtätigkeit und Luftdruck besteht keine positive Abhängigkeit, wenn die Daten von mehr als 20 Tagen korreliert werden.

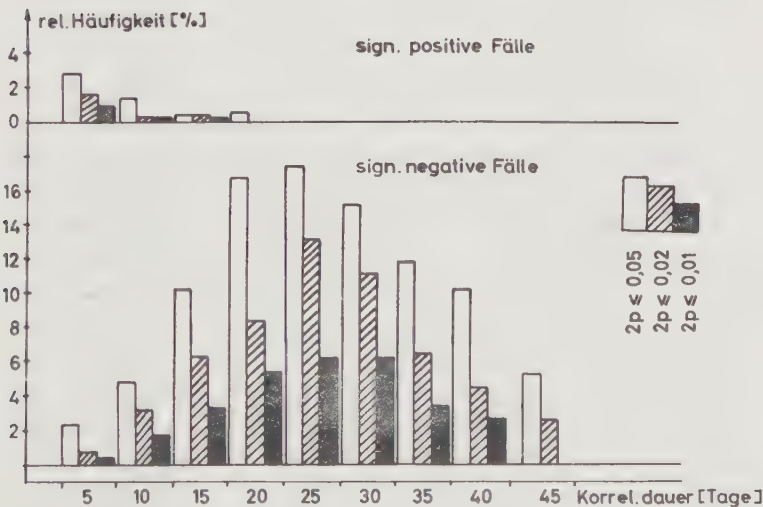


Abb. 16. Relative Häufigkeit aller signifikanten positiven und negativen Korrelationen zwischen Laichtätigkeit und Luftdruck bei Verwendung von verschieden langer und sich überlappender Korrelationsdauer.

. N .Gesamtfälle.	Signifikante Fälle für				
	2p=0,05	2p=0,02	2p=0,01		
.	.	positiv negativ. positiv negativ. positiv negativ.	.	.	.
5.	571	17	13	4	5
10.	516	7	25	16	1
15.	461	2	47	29	1
20.	406	2	64	34	0
25.	351	0	61	46	0
30.	302	0	46	35	0
35.	262	0	31	17	0
40.	224	0	23	10	0
45.	189	0	10	5	0

Tab. 7a. Häufigkeit signifikanter positiver und negativer Korrelationen zwischen Laichhäufigkeit und Luftdruck bei verschieden großer Anzahl (N) von Wertepaaren.

4.3.3.2. Die Wahrscheinlichkeit für positive und negative Fälle

Die Anzahlen der Korrelationskoeffizienten für die einzelnen Zeitabschnitte sind unterschiedlich groß (Tab. 7a). Die Häufigkeiten der signifikanten positiven und negativen Fälle sind also statistisch ungleichwertig. Deshalb soll nun die Wahrscheinlichkeit berechnet werden, mit der signifikante Fälle innerhalb der vorgegebenen Zeitspannen zu erwarten sind.

Für jede gewählte Irrtumswahrscheinlichkeit und $N - 2$ Freiheitsgrade (N ist die Anzahl der Wertepaare) lassen sich diejenigen r -Werte ermitteln, für die die Nullhypothese gerade noch aufrechterhalten werden kann. Werden diese Werte erreicht oder überschritten, so muß die Nullhypothese verworfen werden, d.h. zwischen den Zufallsvariablen besteht eine Abhängigkeit, der Korrelationskoeffizient ist signifikant von Null verschieden. Diese Zufallshöchstwerte für r wurden für das 1% und 5% Signifikanzniveau aus Tabellen entnommen, für das 2% Niveau bestimmt nach

$$r' = \sqrt{\frac{t^2}{t^2 + \nu}} ; r' = \text{Zufallshöchstwert}; t = \text{Signifikanzschranke, } t\text{-Test}; \nu = \text{Freiheitsgrade.}$$

Es wird nun bestimmt mit welcher Wahrscheinlichkeit Korrelationskoeffizienten auftreten, die die Zufallshöchstwerte für r erreichen oder überschreiten, und zwar bei vorgegebenem Signifikanzniveau von 1%, 2% und 5% und $N - 2$ Freiheitsgraden, wobei $N = 5, 10, 15, \dots, 45$. Abb. 17 zeigt die Häufigkeitsverteilung aller Korrelationskoeffizienten für die Korrelationsdauer von 20 Tagen. Als Klassenintervall wurde 0,05 gewählt, die Gesamthäufigkeit beträgt 406, der Mittelwert $\bar{r} = -0,104$. Die angepaßte Wahrscheinlichkeitsdichte wurde berechnet und dargestellt (untere Kurve). Die Zufallshöchstwerte für r sind eingezeichnet. Sie liegen unsymmetrisch zur Verteilungskurve. Der Flächenanteil an der Gesamtfläche der Verteilungskurve für Werte, die die Signifikanzgrenzen überschreiten, ist für negatives r größer als für positives. Die Wahrscheinlichkeit unter der Verteilungskurve auf dem 5 % Niveau zu sichernde Werte zu finden, errechnet sich im ersten Fall zu 10,2 %, im

zweiten Fall zu 2 % (z-Test).

Die entsprechenden Wahrscheinlichkeiten für Signifikanz auf dem 1 und 2 % Niveau sind aus Tab. 7b ersichtlich.

Zur Durchführung des z-Tests wurde die Variable r übergeführt in die Standardnormalvariable z (z-Transformation), und zwar für negative Korrelation nach

$$z = \frac{r' - \bar{r}}{\sigma_r}, \text{ und für positive Korrelation nach } z = \frac{r' + \bar{r}}{\sigma_r}.$$

(r = Zufallshöchstwert für r , $\bar{r}$ = arithmetisches Mittel aller Korrelationskoeffizienten bei einer Korrelationsdauer von 20 Tagen.)

Die Zufallshöchstwerte für r , die mittleren Korrelationskoeffizienten $\bar{r}$ und ihre Standardabweichungen σ_r , sowie die Wahrscheinlichkeiten für signifikante Korrelationen bei einer Korrelationsdauer von 5, 10 15,...45 Tagen, sind in Tab. 7b zusammengefaßt.

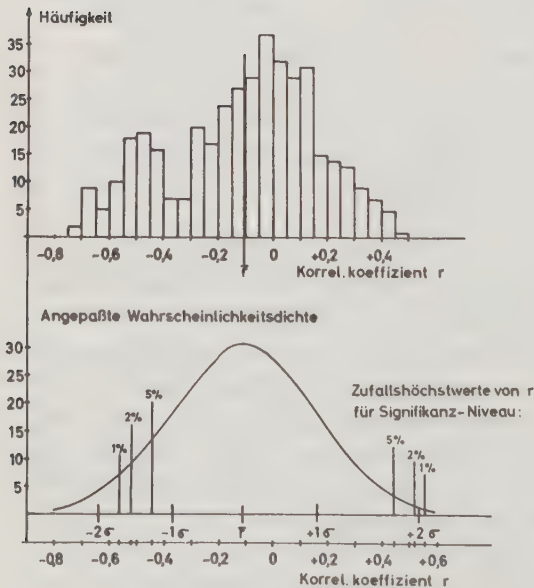


Abb. 17. Erklärung im Text.

N	$\bar{r}$	$\sigma_{\bar{r}}$	Zufallshöchstwert für r:			Wahrscheinlichkeit (%) für positives oder negatives r					
			bei:			bei:					
			$2p=0,05$	$2p=0,02$	$2p=0,01$	$2p=0,05$	$2p=0,02$	$2p=0,01$	$2p=0,05$	$2p=0,02$	$2p=0,01$
						+r	-r		+r	-r	
5	-0,004	0,4998	0,878	0,934	0,959	3,9	4,0	3,0	3,1	2,7	2,8
10	-0,049	0,3414	0,632	0,715	0,765	2,3	4,4	1,3	2,6	0,9	1,8
15	-0,086	0,2947	0,514	0,592	0,641	2,1	7,4	1,1	4,3	0,7	3,0
20	-0,104	0,2669	0,444	0,515	0,561	2,0	10,2	1,0	6,2	0,6	4,4
25	-0,108	0,2500	0,396	0,462	0,505	2,2	12,5	1,0	7,2	0,7	5,6
30	-0,098	0,2239	0,361	0,424	0,463	2,0	11,9	0,8	7,2	0,6	5,2
35	-0,084	0,1999	0,334	0,392	0,430	1,9	10,6	0,9	6,2	0,5	4,2
40	-0,073	0,1817	0,312	0,367	0,403	1,7	9,3	0,8	5,3	0,4	3,4
45	-0,060	0,1536	0,294	0,346	0,380	1,0	6,4	0,4	3,1	0,2	1,9

Tab. 7b. Arithmetisches Mittel aller Korrelationskoeffizienten und Standardabweichung ($\bar{r}$, $\sigma_{\bar{r}}$) bei verschiedenen langer Korrelationsdauer N. Zufallshöchstwerte für r auf dem 1, 2 und 5 % Signifikanzniveau bei verschiedenen Freiheitsgraden N-2. Wahrscheinlichkeit für signifikante Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruck bei verschiedenen langer Korrelationsdauer N (in Tagen).

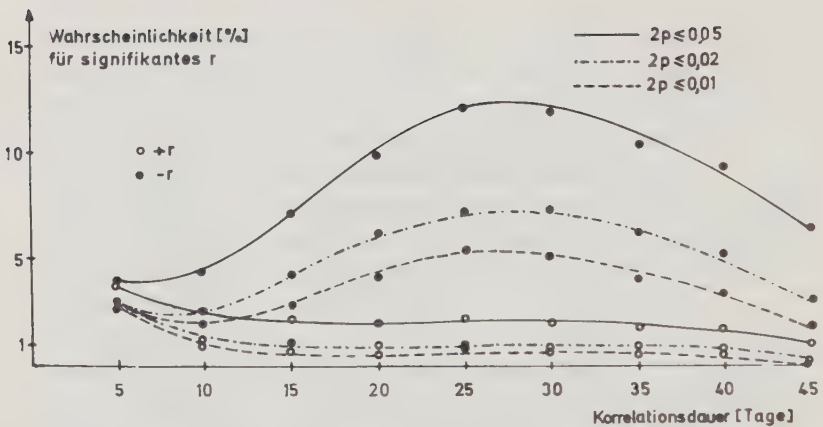


Abb. 18. Wahrscheinlichkeiten für das Auftreten signifikanter Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruck bei unterschiedlich langer Korrelationsdauer.

Die Aussagen, die auf Grund der Häufigkeitsverteilung signifikanter Fälle gemacht wurden, können jetzt ergänzt und präzisiert werden (Abb. 18):

1. Die Wahrscheinlichkeit, negative Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruck zu finden, ist bei Verwendung der Werte von 10, 15, 20, ..., 45 fortlaufenden Tagen größer als für positive Korrelation.
2. Die größte Wahrscheinlichkeit negative Korrelationen zu finden besteht dann, wenn Laich- und Druckwerte von 25 bis 30 aufeinanderfolgenden Tagen korreliert werden. Dies gilt sowohl für das 1 %, als auch für das 2 und 5 % Niveau.
3. Werden die Werte von jeweils nur 5 aufeinanderfolgenden Tagen korreliert, so sind die Wahrscheinlichkeiten für positive und negative Korrelationen etwa gleich groß.

4.3.3.3. Häufigkeit und Wahrscheinlichkeit signifikanter Fälle der Korrelation zwischen Laichproduktion und Änderung des Luftdrucks

Für Laichproduktion und Luftdruckänderung mit Berücksichtigung des Vorzeichens einerseits, und Laichproduktion und Luftdruckänderung ohne Berücksichtigung des Vorzeichens andererseits, wurden die analogen Rechnungen durchgeführt.

1. Die Korrelation mit der Luftdruckänderung (mit Vorzeichen):

Häufigkeitsverteilung (Tab. 8a, Abb. 19) und Kurvenverlauf der Wahrscheinlichkeiten (Tab. 8b, Abb. 20) für signifikante positive bzw. negative Korrelationen in Abhängigkeit von der Korrelationsdauer sind ähnlich wie im oben beschriebenen Fall der Beziehung zwischen Laichproduktion und Luftdruckhöhe. Jedoch muß festgestellt werden, daß signifikante Fälle weniger häufig auftreten und ihre Wahrscheinlichkeit geringer ist. Möglicherweise kann man sie auf korrelative Verknüpfungen von Luftdruckhöhe und Luftdruckänderung zurückführen.

2. Die Korrelation mit dem Betrag der Luftdruckänderung

Die Werte für die Häufigkeit und Wahrscheinlichkeit sind in Tab. 9a und 9b, sowie in Abb. 21 dargestellt. Beim Vergleich mit den bisherigen Befunden fällt auf, daß Häufigkeit und Wahrscheinlichkeit der auf dem 5 % Niveau signifikanten negativen Fälle mit zunehmender Korrelationsdauer größer werden. Eine genauere Analyse der Werte ergab, daß sämtliche signifikante negative Korrelationskoeffizienten der Korrelationsdauer von 20 Tagen und länger aus den Versuchen 9 und 11 stammen, wobei die relative Häufigkeit im Versuch 9 mit steigender Korrelationsdauer abnimmt, im Versuch 11 jedoch zunimmt.

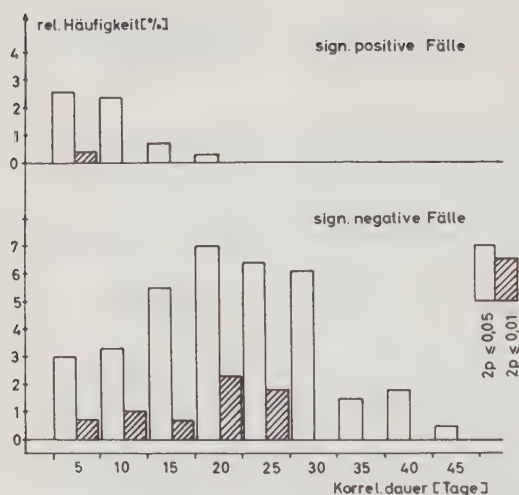


Abb. 19. Relative Häufigkeit aller signifikanten positiven und negativen Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruckänderung (mit Vorzeichen) bei verschieden langer Korrelationsdauer (überlappende Zeitabschnitte).

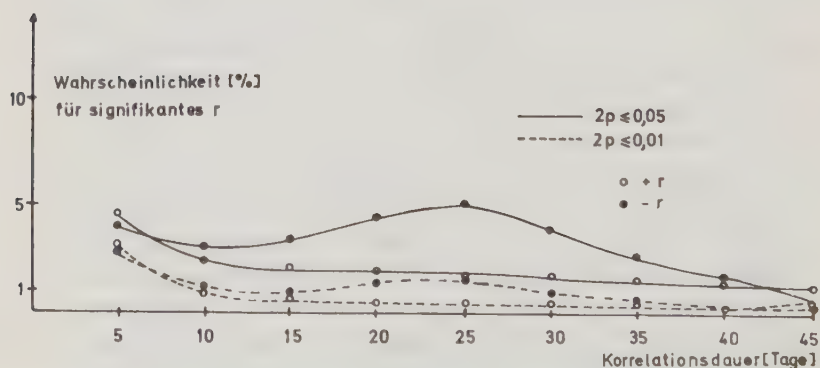


Abb. 20. Wahrscheinlichkeit für das Auftreten signifikanter Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruckänderung (mit Vorzeichen) bei verschieden langer Korrelationsdauer.

N	Gesamtfälle	Signifikante Fälle für:			
		2p=0,05		2p=0,01	
		positiv	negativ	positiv	negativ
5.	560	15	17	2	4
10.	505	12	18	0	5
15.	450	3	25	0	3
20.	395	1	28	0	9
25.	340	0	22	0	6
30.	294	0	18	0	0
35.	254	0	4	0	0
40.	217	0	4	0	0
45.	182	0	1	0	0

Tab. 8a. Häufigkeit signifikanter positiver und negativer Korrelationen zwischen Laichzahl und Luftdruckänderung (mit Vorzeichen) bei verschieden großer Anzahl (N) von Wertepaaren (=Korrelationsdauer in Tagen).

N	$\bar{r}$	$\sigma_{\bar{r}}$	Wahrscheinlichkeit (%)			
			für positives oder negatives r bei:			
			2p=0,05		2p=0,01	
			+r	-r	+r	-r
5.	+0,012	0,5109	4,6	4,1	3,2	2,9
10.	-0,017	0,3293	2,4	3,1	0,9	1,2
15.	-0,028	0,2659	2,1	3,4	0,6	1,0
20.	-0,044	0,2345	1,9	4,4	0,5	1,4
25.	-0,048	0,2117	1,8	5,1	0,5	1,5
30.	-0,034	0,1859	1,7	3,9	0,4	1,0
35.	-0,020	0,1641	1,5	2,7	0,3	0,6
40.	-0,004	0,1443	1,4	1,7	0,2	0,3
45.	+0,011	0,1246	1,2	0,7	0,2	0,1

Tab. 8b. Arithmetisches Mittel der Korrelationskoeffizienten und Standardabweichung ($\bar{r}$, $\sigma_{\bar{r}}$) bei verschieden großer Anzahl (N) von Wertepaaren (=Korrelationsdauer in Tagen); Wahrscheinlichkeit für signifikante Korrelationen zwischen Laichhäufigkeit und Luftdruckänderung (mit Vorzeichen).

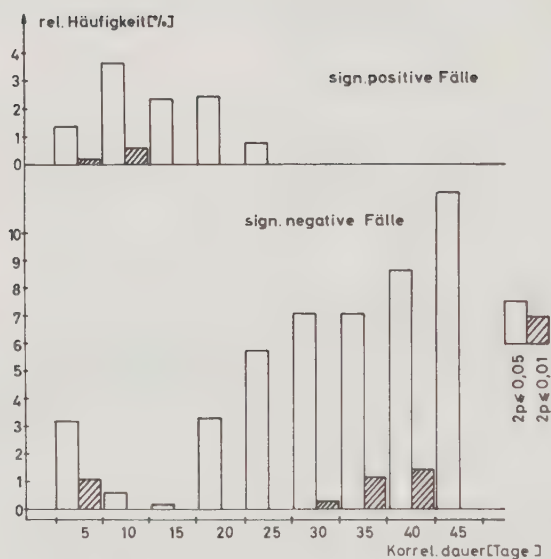


Abb. 21. Relative Häufigkeit aller signifikanten positiven und negativen Korrelationen zwischen Laichproduktion und Luftdruckänderung (ohne Vorzeichen) bei verschieden langer Korrelationsdauer.

N	Gesamtfälle.	Signifikante Fälle für:			
		2p=0,05		2p=0,01	
		positiv	negativ	positiv	negativ
5	560	8	18	1	6
10	505	19	3	3	0
15	450	11	1	0	0
20	395	10	13	0	0
25	340	3	20	0	0
30	294	0	21	0	1
35	254	0	18	0	3
40	217	0	19	0	3
45	182	0	21	0	0

Tab. 9a. Häufigkeit signifikanter positiver und negativer Korrelationen zwischen Laichzahl und Luftdruckänderung (ohne Vorzeichen) bei verschiedenen großer Anzahl (N) von Wertepaaren (=Korrealtionsdauer in Tagen).

N	$\bar{r}$	$\sigma_{\bar{r}}$	Wahrscheinlichkeit (%)			
			für positives oder negatives r bei:			
			2p=0,05		2p=0,01	
			+r	-r	+r	-r
5	-0,017	0,4999	3,7	4,3	2,6	3,0
10	-0,036	0,3279	2,1	3,4	0,7	1,3
15	-0,043	0,2666	1,8	3,8	0,5	1,3
20	-0,064	0,2341	1,5	5,2	0,4	1,7
25	-0,089	0,1942	0,6	5,7	0,1	1,6
30	-0,091	0,1677	0,4	5,4	0,1	1,3
35	-0,012	0,1572	0,3	6,2	0,1	1,6
40	-0,091	0,1458	0,3	6,9	0,0	1,6
45	-0,094	0,1396	0,3	7,6	0,0	2,0

Tab. 9b. Arithmetisches Mittel der Korrelationskoeffizienten und Standardabweichung ($\bar{r}, \sigma_{\bar{r}}$) bei verschiedenen großer Anzahl (N) von Wertepaaren (=Korrealtionsdauer in Tagen); Wahrscheinlichkeit für signifikante Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruckänderung (ohne Vorzeichen).

4.3.4. Lunarperiodische Änderung der Beziehung zwischen Laichproduktion und Luftdruckhöhe

4.3.4.1. Hinweise auf eine ungefähr monatliche Rhythmik der Vorzeichenänderung des Korrelationskoeffizienten

Im folgenden wird nur die Beziehung zwischen Laichtätigkeit und Luftdruckhöhe betrachtet, die eine größere Wahrscheinlichkeit besitzt als die Abhängigkeit von der Luftdruckänderung.

Folgende Aussagen deuten auf eine mögliche monatliche Rhythmik des Vorzeichenwechsels des Korrelationskoeffizienten:

Die Wahrscheinlichkeit negative Korrelationen im vorliegenden Datenmaterial zu finden, ist dann am größten, wenn die Zahl der Beobachtungstage auf 25- 30 beschränkt wird. Die Irrtumswahrscheinlichkeit für signifikante negative Korrelation wird nicht geringer, wenn die Meßwerte von mehr als 30 Tagen zur Korrelationsrechnung verwendet werden; vielmehr nimmt die Zahl der signifikanten Fälle ab. Sowohl negative als auch positive Korrelationen werden gefunden. Bei Korrelationsdauer von 5 Tagen sind die Häufigkeiten für positive und negative Korrelationen etwa gleich groß. Dies läßt vermuten, daß "negative" Zeiträume von wenigen Tagen Dauer mit "positiven" ebenso kurzen abwechseln. Die an sich geringen Wahrscheinlichkeiten signifikante Korrelationen zu finden, sprechen für diese Vorstellung. Die betrachteten Korrelationszeiträume könnten häufig Teilbereiche beinhalten mit den Tendenzen zu positiver und negativer Korrelation; bei gemeinsamer rechnerischer Behandlung würde dann der Absolutwert des Koeffizienten vermindert.

Im folgenden soll nun als Ordnungsprinzip für die Vielfalt der vorgefundenen Korrelationsmöglichkeiten der synodische Mondmonat eingeführt werden, d. h. es soll untersucht werden, ob die Vorzeichenänderung des Korrelationskoeffizienten dem Mondphasenwechsel zugeordnet werden kann.

Die Hypothese eines Mondeinflusses auf die Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck wird gestützt durch den folgenden Befund:

Die Häufigkeitsverteilungen der Korrelationskoeffi-

zienten für die verschiedenen Beobachtungszeiträume stellen nicht in allen Fällen Normalverteilungen dar. Prüft man auf Symmetrie (Zeichentest), so ist die Signifikanzwahrscheinlichkeit 2α für die Häufigkeitsverteilungen der Korrelationskoeffizienten bei 5, 10, 25, 30, 35, 40 und 45 Tagen Korrelationsdauer größer als 0,05, bei 15 und 20 Tagen kleiner/gleich 0,05, d. h., nur diese beiden Verteilungen sind nicht symmetrisch.

Die Häufigkeitsverteilungen der Koeffizienten für 20 Tage ist mit einer Signifikanzwahrscheinlichkeit, die kleiner ist als 0,0005, nicht normal verteilt. (Exakte Prüfung auf Nichtnormalität mit dem Chi-Quadrat-Test.)

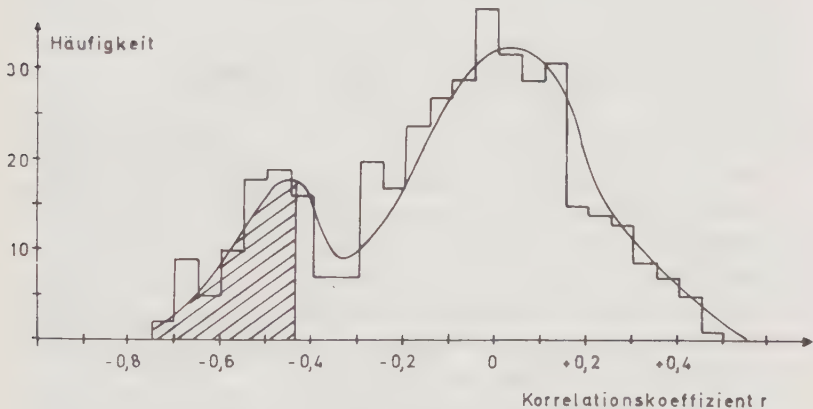


Abb. 22. Erklärung siehe Text.

Abb. 22 zeigt die Häufigkeitsverteilung aller Korrelationskoeffizienten bei einer Dauer von 20 Tagen (Histogramm). Die Verteilungskurve wurde nach zweimaliger graphischer Glättung gezeichnet. Diese bimodale Verteilung weist auf zwei verschiedene Grundgesamtheiten hin. Alle signifikanten negativen Korrelationskoeffizienten liegen im linken, kleineren Gipfel (schraffierte Fläche).

Die Tage des synodischen Monats werden mit Ordnungsziffern versehen von 1 bis 30, wobei der Tag des Neumondeintritts stets die Zahl 1 erhält. Vollmond fällt dann auf den 15., 16. oder 17. Tag. Es werden nun die Ordnungsziffern für den 11. Tag der einzelnen 20-Tage-Zeiträume bestimmt. Aus allen Ordnungsziffern der Korrelationen des linken Gipfels der Verteilungskurve ($r=-0,40$ bis $r=-0,75$) errechnet sich ein Mittelwert von 16,9.

Dies bedeutet: werden die Laich- und Druckwerte über 20 fortlaufende Tage miteinander korreliert, so fällt - bei signifikanter negativer Korrelation - die Vollmondphase in die Mitte der Korrelationszeit.

4.3.4.2. Synchronisationsmethode, Stichtage

Der synodische Monat ist definiert als Zeitintervall vom Eintritt einer bestimmten Mondphase, im allgemeinen Neumond, bis zu deren Wiedereintritt. Die Länge dieser Umlaufperiode beträgt $29,53 \pm 0,25$ Tage.

Vollmond und Neumond werden als Syzygien, erstes und letztes Viertel als Quadraturen bezeichnet. Anstelle des Ausdrucks synodischer Monat werden auch die Synonyme Lunation und Phasenmonat verwendet.

Um eine eventuell vorhandene synodisch-monatliche Periodik im Beobachtungsmaterial nachweisen zu können, galt es, die Einzelbeobachtungen in geeigneter Weise zusammenzufassen. Dies geschah mittels der Synchronisationsmethode (de RUDDER 1952, HECKERT 1961) in etwas modifizierter Form (siehe Kap. 4.3.4.4.).

Die Daten wurden auf Vor- und Nachtage bestimmter Stichtage (Termine) der synodischen Periode verteilt. Als Stichtag (Tag n) wurden die Tage des Eintreffens der Phasen Neumond, erstes Viertel, Vollmond und letztes Viertel ausgewählt. Die Zahl der Vor- und Nachtage beträgt jeweils 3 Tage. Als Untersuchungszeitraum gilt

also $n \pm 3$ Tage (n-Schema, Synchronisationsschema). Die Wahl der Termine ist an sich willkürlich, ebenso wie die Anzahl der Vor- und Nachtage, da zunächst nicht zu entscheiden ist, ob die am Stichtag und in seiner Nähe sich ergebende Variation der Beobachtungen eine vorhandene Periodizität optimal sichtbar werden lassen. Durch die Ungleichmäßigkeit des Mondumlaufs treten bei der Einteilung des Phasenmonats in Tage zeitliche Differenzen im Eintreffen der Mondphasen auf. Da die Mondphasen zu jeder Zeit des Tages eintreten können, kommen 24-stündige Variationen hinzu. So ergeben sich mitunter verschieden lange Zeitabschnitte zwischen den Stichtagen.

Wird der Phasenmonat mit Neumond als Tag Null begonnen, so trifft das erste Viertel beispielsweise vorwiegend am 7. bzw. am 8. Tag ein, aber auch, wenngleich seltener, am 6. oder 9. Tag. Vollmond fällt meist auf den 15. Tag, auch auf den 14. oder 13. Tag, in ganz beschränkten Fällen auch auf den 12. Tag. Das letzte Viertel tritt am 22. Tag ein, in wenigen Fällen am 23. oder 21. Tag. Die Neumondphase des folgenden Monats tritt an 2 Tagen mit gleicher Häufigkeit auf (HECKERT 1961)

Bei einer Einteilung des synodischen Monats in 4 Schemata nach $n \pm 3$ Tage sind deshalb Ausfälle von Beobachtungstagen nicht zu vermeiden. Einige der 7-Tage-Perioden überschneiden sich. Hier wurden die entsprechenden Tage doppelt gewertet und sowohl der einen als auch der nachfolgenden Periode zugezählt. Die Zuordnung zum vorlaufenden bzw. folgenden n-Schema ist mit der gleichen Wahrscheinlichkeit gegeben, so daß beide völlig gleichwertig berücksichtigt werden müssen. Dieses Vorgehen kann nivellierend auf das Ergebnis wirken.

In den Zeitraum, der zur Prüfung eines Mondeinflusses auf die Korrelation Laichproduktion-Luftdruck herangezogen wurde, konnten 76 n-Schemata gelegt werden. Die Zahl der Ausfälle von Beobachtungstagen belief sich auf 27 (etwa 5 %). Doppelt gewertet wurden 4 Tage (0,7 %).

4.3.4.3. Signifikanz der n-Schemata

Es wurden die Korrelationen zwischen täglicher Laichproduktion (= Laichzahl, Laichhäufigkeit) und den gleichzeitigen Luftdruckwerten berechnet und auf ihre Signifikanz geprüft (t-Test).

In Tabelle 10/1-8 sind die statistischen Werte der Korrelationen der n-Schemata zusammengestellt: mittlerer Luftdruck $\bar{p}$, mittlere Laichhäufigkeit $\bar{L}$, Korrelationskoeffizient r , Steigungsmaß der Regressionsgeraden b , Irrtumswahrscheinlichkeit $2p$. Die Werte sind gesondert angeführt für die Versuche während der natürlichen Laichperiode (Versuche 3-8) und während der eigentlichen Fortpflanzungsruhe (Versuche 1, 2, 9-11).

Tab. 10/1 und Tab. 10/2: n-Schemata Neumond
 Tab. 10/3 und Tab. 10/4: n-Schemata erstes Viertel
 Tab. 10/5 und Tab. 10/6: n-Schemata Vollmond
 Tab. 10/7 und Tab. 10/8: n-Schemata letztes Viertel

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	
3	948,5	19,8	+0,5836	+1,0532	
4	944,2	16,0	+0,1853	+0,2476	
	939,7	16,3	+0,7180	+2,3366	
5	955,7	15,7	+0,3589	+0,7394	
6	951,6	30,5	+0,4140	+1,3436	
	952,4	31,0	-0,0487	-0,3949	
7	951,6	18,5	+0,8019	+4,1615	$2p = 0,05$
	952,4	16,4	+0,5771	+3,5273	
8	951,6	22,7	+0,3417	+1,1199	
	952,4	20,2	+0,3681	+3,7444	

Tab. 10/1

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b
1	953,6	8,1	-0,6297	-0,5059
2	942,2	13,6	-0,3204	-0,2419
9	961,4	14,7	+0,6758	+1,0037
	947,6	16,3	-0,0078	-0,0066
10	961,4	26,5	-0,0651	-0,2675
	947,6	22,9	-0,0518	-0,0647
11	961,4	18,4	-0,1147	-0,4018
	947,6	14,7	+0,3847	+0,3482

Tab. 10/2

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b
4	948,8	16,3	-0,3666	-1,0952
5	957,2	17,1	+0,0284	+0,0543
6	952,4	27,8	-0,2256	-0,8933
	953,7	33,7	+0,0280	+0,1447
	952,8	23,7	-0,2184	-0,5992
7	953,7	21,4	+0,0903	+0,4708
	952,8	7,1	+0,2658	+0,2503
8	953,7	22,3	-0,1246	-0,3992
	952,8	24,8	-0,0465	-0,2128

Tab. 10/3

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b
1	958,5	8,3	-0,3521	-0,2357
2	955,0	5,7	-0,3274	-0,0707
9	956,8	27,3	-0,2868	-0,4147
	963,3	18,4	-0,0808	-0,3280
	943,5	24,5	+0,2388	+0,3161
10	956,8	22,4	-0,5304	-1,3580
	963,3	21,6	-0,6814	-2,6108
	943,5	24,9	+0,1464	+0,1633
11	956,8	24,1	-0,4576	-0,9562
	963,3	17,5	-0,1633	-0,7512
	943,5	15,1	+0,1010	+0,0937

Tab. 10/4

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	
3	950,0	16,1	-0,8754	-1,2927	2p = 0,01
4	953,4	17,7	-0,6168	-3,0760	
5	956,2	15,0	+0,0292	+0,1174	
6	957,7	16,6	+0,0419	+0,1283	
	952,7	23,7	+0,4739	+0,6102	
7	952,7	15,5	+0,3552	+0,4727	
8	952,7	21,3	-0,7350	-1,9120	

Tab. 10/5

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	
1	963,9	5,9	+0,8918	+1,8831	2p = 0,01
2	956,8	10,2	+0,5722	+0,3495	
	956,3	14,8	+0,0066	+0,0084	
9	962,2	24,9	+0,1371	+0,2555	
	962,9	20,0	-0,6521	-0,7806	
	952,1	27,0	-0,4504	-0,1766	
10	962,2	30,6	+0,2764	+0,8019	
	962,9	32,7	-0,2036	-0,3305	
	952,1	26,1	-0,6050	-0,4111	
11	962,2	22,4	-0,5307	-1,0694	
	962,9	18,0	+0,5680	+0,4664	
	952,1	20,4	+0,4535	+0,2308	

Tab. 10/6

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	
3	937,0	21,2	-0,3061	-0,1491	
4	946,1	25,1	+0,3639	+1,8733	
6	953,4	24,1	-0,4600	-0,9765	
	951,1	31,4	-0,0914	-0,3099	
7	953,4	11,0	-0,8827	-2,5882	2p = 0,01
	951,1	17,2	-0,2653	-0,3148	
8	953,4	25,1	-0,1333	-0,6167	
	951,1	27,3	-0,6790	-1,6077	

Tab. 10/7

Versuch	$\bar{p}$	$\bar{L}$	r	b	
2	938,5	13,0	-0,7514	-0,3056	
	942,1	11,9	+0,0246	-0,0066	
9	954,2	21,6	+0,0573	+0,1122	
	945,3	22,9	+0,4554	+1,2495	
	960,4	20,8	+0,5287	+2,1631	
10	954,2	35,9	+0,1336	+0,3029	
	945,3	26,1	+0,7669	+1,9460	2p = 0,01
	960,4	25,3	+0,6679	+2,5455	
11	954,2	26,9	-0,6411	-1,8422	
	945,3	20,0	+0,2536	+0,8667	
	960,4	18,4	+0,6878	+3,2976	

Tab. 10/8

In den 76 Schemata sind nur 5 signifikante Fälle enthalten. Doch darf daraus noch nicht auf das Fehlen einer Lunarperiodizität geschlossen werden; bei der kleinen Anzahl von Wertepaaren, die zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten herangezogen werden können ($N = 7$) und der gegebenen Streuung sind in 71 Schemata Korrelationen statistisch nicht nachweisbar. Es schien sinnvoll, für jede Mondphase alle Wertepaare der einzelnen Synchronisationsschemata gemeinsam zu behandeln. Dabei vergrößert sich N um einen Faktor, der der Anzahl der Schemata zur bestimmten Mondphase entspricht.

4.3.4.4. Transformation der Wertepaare der n-Schemata

Das Beobachtungsmaterial ist in sich nicht homogen. Die Eiablage in den einzelnen 7-Tage-Perioden, die sich auf 11 Versuche verteilen, fand nicht bei stets gleichen Bedingungen statt.

So wurden die Versuche bei unterschiedlichen Wassertemperaturen durchgeführt (Seite 33). Winter- und Sommerfütterung (Seite 33) waren nicht identisch. Hinzu kommen sicher vorhandene physiologische Veränderungen im Verlauf des Fortpflanzungszyklus. (Die Laichproduktion war im Winter durch 16/8 LD-Wechsel aufrechterhalten worden). Außerdem waren atmosphärische Luftdrucke wirksam, und damit unterschieden sich die n-Schemata hinsichtlich Luftdruckniveau und -schwankungsbreite.

Eine Transformation der Wertegruppen der Synchronisations-schemata schien erforderlich, da durch bestimmte Anordnung dieser Wertegruppen im Koordinatensystem in Wirklichkeit nicht vorhandene Korrelationen zwischen Laichzahl und Luftdruck vorgetäuscht werden könnten (Inhomogenitätskorrelation). Andererseits soll ausgeschlossen werden, daß tatsächlich vorliegende Beziehungen verdeckt werden.

Das Problem der Inhomogenitätskorrelation wird in den Lehrbüchern der Statistik behandelt. Es soll zum besseren Verständnis der durchgeführten Transformationen an zwei kurzen Beispielen erläutert werden.

In Abb. 23 sind drei abszissenparallele Gerade dargestellt, deren Wertepaare (x, y) so gewählt wurden, daß die Geraden in verschiedenen Bereichen des Koordinatensystems liegen. Unterscheidet man die Teilmassen nicht und rechnet die gemeinsame Regressionsgerade (gestrichelte Gerade) bzw. den gemeinsamen Korrelationskoeffizienten, so entsteht durch die Lageunterschiede der Werte der Einzelgeraden ein Korrelationseffekt; der gemeinsame Korrelationskoeffizient von $+0,93$ ist mit $2p=0,001$ von Null verschieden. Nach Transformation der Wertepaare, bei der die Lage der Geraden im Koordinatensystem verändert wird, nicht jedoch deren Steigungsmaß - die Geraden werden dabei gleichsam zur Deckung gebracht - ist die Berechnung des gemeinsamen Korrelationskoeffizienten aller Wertepaare der drei einzelnen Geraden erlaubt: das Steigungsmaß der Regressionsgeraden für alle Wertepaare bleibt Null, eine Inhomogenitätskorrelation unterbleibt (Abb. 24).

In einem zweiten Beispiel seien drei parallele Gerade mit positiver Steigung gegeben (Abb. 25). Der Kor-

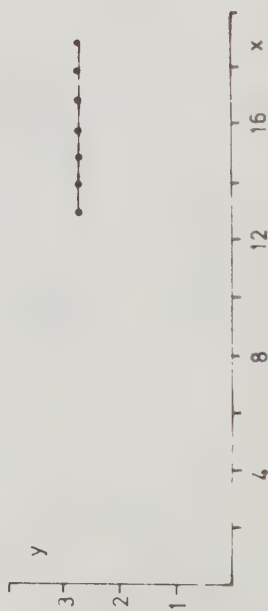
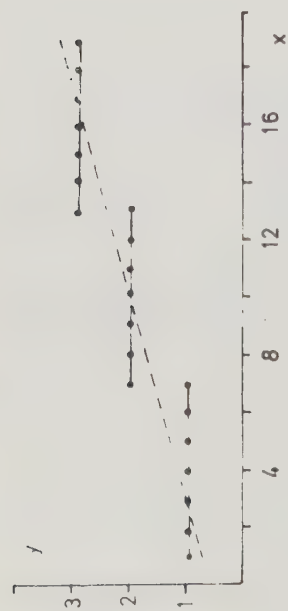


Abb. 23 (oben) und 24 (unten). Erklärung siehe Text.

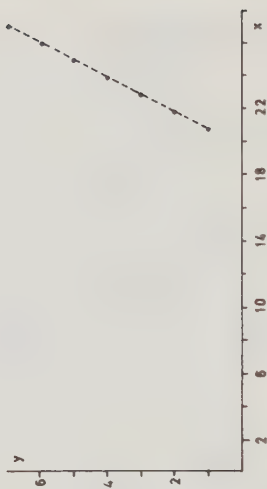
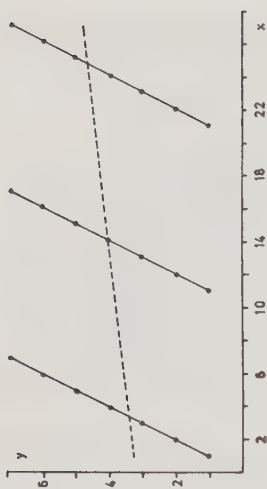


Abb. 25 (oben) und 26 (unten). Erklärung siehe Text.

relationskoeffizient der Wertepaare jeder Einzelgeraden ($r = +1,0$) ist signifikant von Null verschieden, für alle Wertepaare ($r = +0,24$) jedoch nicht gegen Null zu sichern ($2p = 0,30$). (Gemeinsame Regressionsgerade gestrichelt)

Nach Transformation liegen die Geraden nicht mehr in verschiedenen Bereichen des Koordinatensystems (Abb. 26). Man erhält eine gemeinsame Gerade, deren Steigungsmaß sich gegenüber den Einzelgeraden nicht geändert hat. Die signifikante positive Korrelation der Einzelgeraden wird nun bei gemeinsamer Behandlung der Wertepaare nicht unterschlagen.

Die Transformation der einzelnen n-Schemata-Wertegruppen war durchgeführt worden nach:

$$P_{i,\text{transf.}} = P_i + (\bar{P}_{i,\text{max.}} - \bar{P}_i) \text{ und}$$

$$L_{i,\text{transf.}} = L_i + (\bar{L}_{i,\text{max.}} - \bar{L}_i) \text{ für } i = 1 \text{ bis } 7.$$

P_i : tägliche Druckwerte der 7-Tage-Periode

$\bar{P}_i$: mittlerer Druck der jeweiligen 7-Tage-Periode

$\bar{P}_{i,\text{max.}}$: größter mittlerer Druck aller 7-Tage-Perioden, die einer Mondphase zugehören (Versuch 3-8).

Für die Winterversuche gilt: $\bar{P}_{i,\text{max.}}$: größter mittlerer Druck aller 7-Tage-Perioden.

$P_{i,\text{transf.}}$: transformierter Wert P_i .

Für L_i (Laichhäufigkeit) gelten die analogen Bedeutungen.

4.3.4.5. Berechnung der gemeinsamen Regressionsgeraden

Die transformierten Werte der n-Schemata wurden entsprechend den Mondphasen Neumond, erstes Viertel, Vollmond und letztes Viertel zusammengefaßt und für jede Phase die Korrelations- und Regressionskoeffizienten bestimmt. Die ermittelten Regressionskoeffizienten geben das Maß der gemeinsamen Steigung aller Regressionsgeraden der n-Schemata zur jeweiligen Mond-

phase .

Für keine Mondphase ergab sich eine zu sichernde Beziehung zwischen Laichzahl und Luftdruck.

4.3.4.6. Die Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck im synodischen Monat während der natürlichen Fortpflanzungsperiode

Die natürliche Fortpflanzungsperiode von *L. stagnalis* liegt in der Zeit von März bis September. In diese Zeit fallen die Versuche 3 bis 8 (Versuchszeit vom 9.3. bis 4.9.). Die Versuche 1, 2, 9, 10, 11 wurden in der Zeit zwischen 20.9. und 27.2. durchgeführt, also während der eigentlichen Fortpflanzungsruhe. Abb. 27 und 33 zeigen die Regressionsgeraden für alle n-Schemata der Neumondphase für die Versuche 3 - 8 bzw. 1, 2 und 9 - 11. (Für die zugehörigen Zahlenwerte siehe Tab. 10/1 und 10/2.)

Neun der zehn Regressionskoeffizienten der Sommerschemata für Neumond weisen positives Vorzeichen auf, wogegen bei den Winterschemata sechs von acht Koeffizienten negatives Vorzeichen haben.

Auch hinsichtlich ihrer Absolutwerte unterscheiden sich die beiden Versuchsreihen. So liegt die Laichproduktion im Sommer während der n-Schemata für die Neumondphase höher als im Winter (Tab. 13, 14).

Da auch die Koeffizienten der n-Schemata um Vollmond, erstes und letztes Viertel (Tab. 10/3-8) offensichtlich unterschiedliche Tendenzen im Sommer und Winter zeigen, war zu vermuten, daß jahreszeitlich verschiedenartige Möglichkeiten der Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruck im synodischen Monat auftreten können.

Im folgenden sollen die Versuche 3-8 und 1, 2, 9-11 getrennt behandelt werden.

Für die transformierten Werte der Synchronisations-schemata um Neumond der Versuche 3 bis 8 (Abb. 28) wurde das Steigungsmaß der gemeinsamen Regressionsgeraden

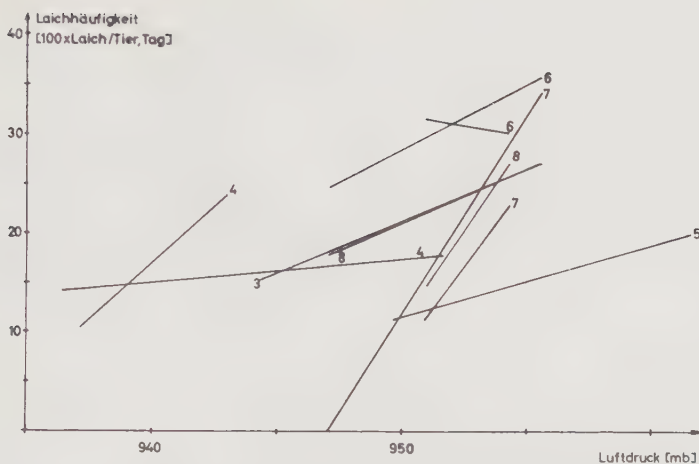


Abb. 27. Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck für die n-Schemata um Neumond während des Sommers. (Die Ziffern stellen die Versuchsbezeichnung dar.)

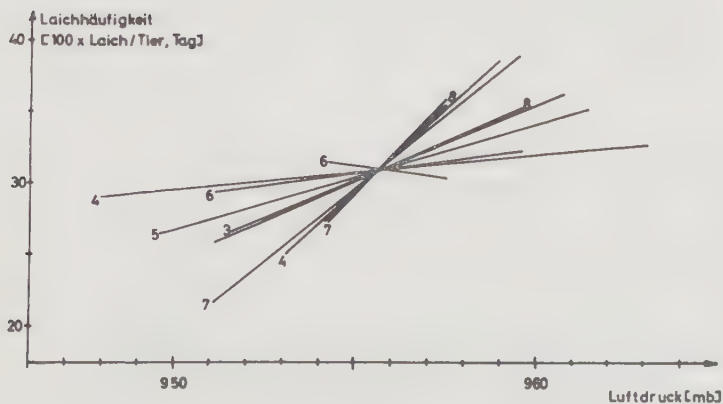


Abb. 28. Wie Abb. 27, jedoch nach Transformation der Laich- und Druckwerte.

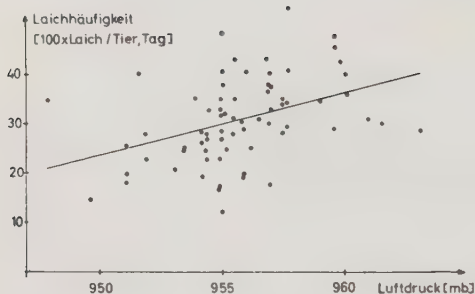


Abb. 29. Zwischen Laichproduktion und Luftdruck besteht im Sommer um Neumond (± 3 Tage) positive Korrelation. $2p = 0,001$. (Aufgetragen sind transformierte Werte.)

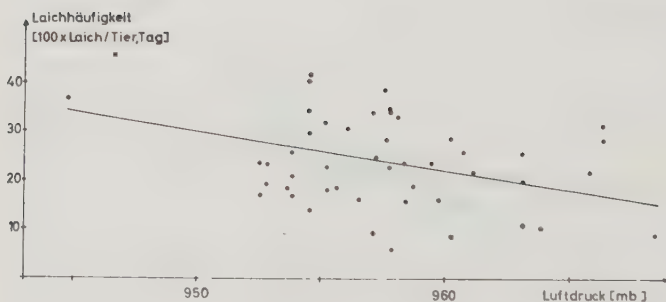


Abb. 30. Zwischen Laichproduktion und Luftdruck besteht im Sommer um Vollmond (± 3 Tage) negative Korrelation. $2p = 0,01$. (Aufgetragen sind transformierte Werte.)

berechnet: $b = + 1,24$. Der Korrelationskoeffizient wurde mit $r = + 0,40$ bestimmt; die positive Korrelation ist mit $2p = 0,001$ zu sichern ; $N = 70$ (Abb. 29).

Die Berechnung für die Vollmondphase ergab bei $N = 49$ eine negative Korrelation ($r = - 0,39$), die mit $2p = 0,01$ zu sichern ist. In Abb. 30 sind die Werte für die Laichhäufigkeit gegen den Luftdruck aufgetragen. Die Regressionsgerade ist eingezeichnet ($b = -0,80$).

Die Korrelationskoeffizienten für die Quadraturen sind gegen Null nicht zu sichern (Tab. 11).

	N	r	b	2p
NM	70	+0,40	+1,24	0,001
EV	63	-0,06	-0,20	0,70
VM	49	-0,39	-0,80	0,01
LV	56	-0,25	-0,56	0,10

Tab. 11. Die Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruck für die Versuche 3-8. Die transformierten Werte der n-Schemata um Neumond (NM), erstes Viertel (EV), Vollmond (VM) und letztes Viertel (LV) werden jeweils gemeinsam für die Berechnung der Korrelation benutzt.

In Abb. 31 sind die Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck im Sommer für alle vier Mondphasen dargestellt. Zur Konstruktion wurden die Steigungsmaße der transformierten Werte verwendet, also die jeweils gemeinsame Steigung der Einzelgeraden der n-Schemata um die Mondphasen . Die Lage im Koordinatensystem wurde so gewählt, daß die tatsächlichen Mittelwerte der Meßwerte auf den Geraden liegen.

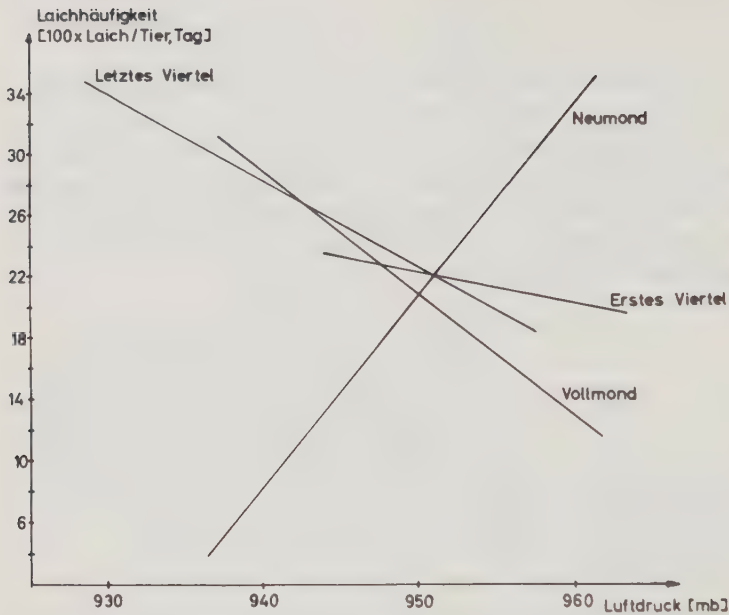


Abb. 31. Die verschiedenen Möglichkeiten der Beziehung zwischen Laichproduktion und Luftdruck im Laufe des synodischen Monats (Tag des Eintritts der Phase ± 3 Tage) während des Sommers. Die Korrelation ist signifikant bei Neumond ($2p = 0,001$) und bei Vollmond ($2p = 0,01$). Der mittlere Luftdruck aus allen Druckwerte ergibt sich zu $\bar{p} = 951,5 \pm 5,5$ (mb), die mittlere Laichhäufigkeit beträgt $\bar{L} = 20,8 \pm 10,9$. (siehe auch Tab. 11)

Vergleich der Regressionsgeraden:

Beim Vergleich der Regressionsgeraden miteinander ergaben sich folgende Beziehungen:

$$b_{NM} \neq b_{EV} \quad 2p = 0,01$$

$$b_{NM} \neq b_{VM} \quad 2p = 0,001$$

$$b_{NM} \neq b_{LV} \quad 2p = 0,001$$

$$b_{VM} = b_{LV}, \quad b_{VM} = b_{EV}, \quad b_{EV} = b_{LV}.$$

Die Prüfung der Identität der parallelen Geraden ergab:

die Geraden Y_{VM} und Y_{LV} sowie die Geraden Y_{VM} und Y_{EV}

können als parallel, nicht aber als identisch ange-

sehen werden. $Y_{VM} \neq Y_{LV}$ $2p = 0,001$

$Y_{VM} \neq Y_{EV}$ $2p = 0,001$

Die Geraden Y_{EV} und Y_{LV} können als identisch angesehen

werden. $Y_{EV} = Y_{LV}$.

4.3.4.7. Die Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck im synodischen Monat für die Zeit der eigentlichen Fortpflanzungsruhe der Tiere.

Der Berechnung liegen die Laichzahlen und Luftdrucke
der Versuche 1, 2, 9 - 11 zugrunde.

Aus den vorhandenen Daten konnte eine sicherbare Ab-
hängigkeit der Laichablage vom Luftdruck in Beziehung
zum synodischen Mondumlauf nicht gefunden werden
(Tab. 12, Abb. 32).

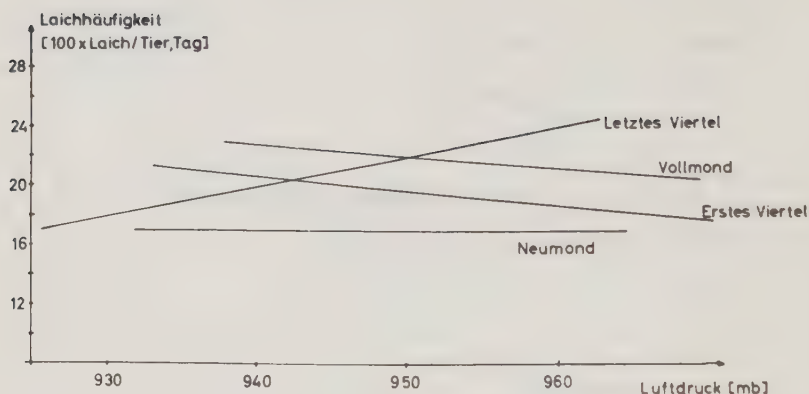


Abb. 32. Während des Winters kann eine Beziehung der Abhängigkeit zwischen Laichproduktion und Luftdruck zum Mondphasenwechsel statistisch nicht gesichert werden. Zur Konstruktion der Geraden wurden die Steigungsmaße b (bei Verwendung transformierter Wertepaare) und die realen Mittelwerte (aus nicht transformierten Werten) benutzt. Aus allen Daten errechnet sich ein mittlerer Druck von $954,7 \pm 9,9$ (mb) und eine mittlere Laichzahl von $20,2 \pm 10,7$ (100 mal Laich/Tier, Tag).

	N	r	b	2p
NM	56	-0,001	-0,001	0,99
EV	77	-0,083	-0,103	0,50
VM	84	-0,081	-0,080	0,50
LV	77	+0,104	+0,206	0,40

Tab. 12. Die Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruck für die Versuche 1,2,9,10,11. Die transformierten Werte der n-Schemata um Neumond (NM), erstes Viertel (EV), Vollmond (VM) und letztes Viertel (LV) werden jeweils gemeinsam für die Berechnung der Korrelation benutzt.

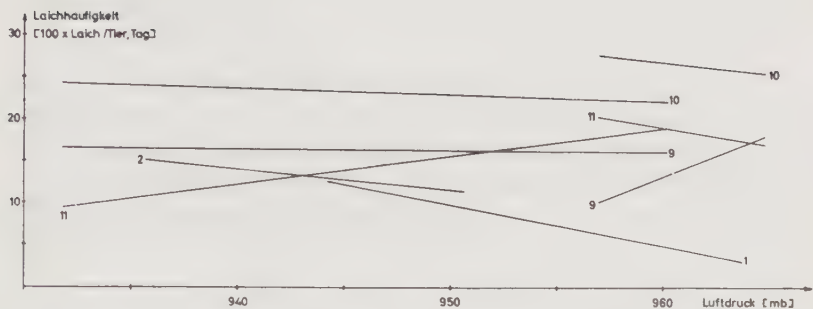


Abb. 33. Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der Laichhäufigkeit vom Luftdruck für die n-Schemata um Neumond während des Winters. (Die Ziffern stellen die Versuchsbezeichnung dar.)

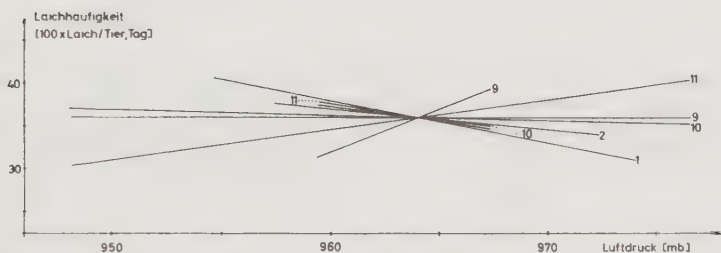


Abb. 34. Wie Abb. 33, jedoch nach Transformation der Laich- und Druckwerte.

4.3.4.8. Die Korrelation ohne vorherige Transformation, Vergleich mit den Ergebnissen nach Transfor- mation

Es werden analoge Berechnungen mit nicht transformierten Daten durchgeführt und die ermittelten Werte (Tab. 13, 14) mit den bisherigen verglichen. Dabei wird ersichtlich, daß auch bei Verwendung nicht transformierter Daten für die Versuche 3 bis 8 eine positive Korrelation zwischen

	N	$\bar{p}$	σ_p	$\bar{L}$	σ_L	r	b	2p
NM	70	950,0	5,3	20,7	10,2	+0,31	+0,59	0,02
EV	63	953,1	3,6	21,6	12,0	-0,02	-0,07	0,90
VM	49	953,6	5,4	18,0	10,3	-0,37	-0,72	0,01
LV	56	949,6	6,6	22,8	10,7	-0,14	-0,23	0,40

Tab. 13. Statistische Werte der Korrelation zwischen Laichhäufigkeit und Luftdruck der Versuche 3-8. Die Daten der n-Schemata um Neumond (NM), erstes Viertel (EV), Vollmond (VM) und letztes Viertel (LV) werden ohne vorherige Transformation jeweils gemeinsam statistisch behandelt. Abkürzungen siehe Tabelle 6.

	N	$\bar{p}$	σ_p	$\bar{L}$	σ_L	r	b	2p
NM	56	952,8	10,3	16,9	10,4	+0,11	+0,11	0,50
EV	77	954,9	9,9	19,1	10,3	-0,12	-0,13	0,30
VM	84	959,0	8,9	21,1	10,7	-0,07	-0,09	0,50
LV	77	950,9	9,0	22,1	11,4	+0,26	+0,33	0,025

Tab. 14. Statistische Werte der Korrelation zwischen Laichhäufigkeit und Luftdruck der Versuche 1,2,9,10,11. (siehe Tabelle 13)

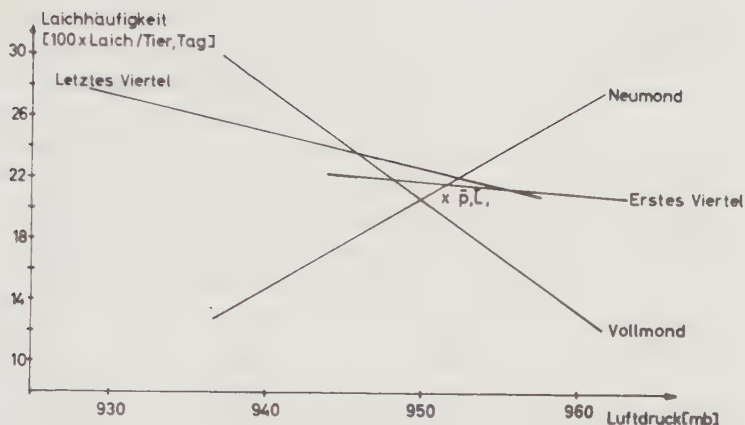


Abb. 35. Die Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck im Laufe des synodischen Monats (Tag des Eintritts der Phase ± 3 Tage) im Sommer bei Verwendung nicht transformierter Daten. (Statistische Werte siehe Tab. 13)

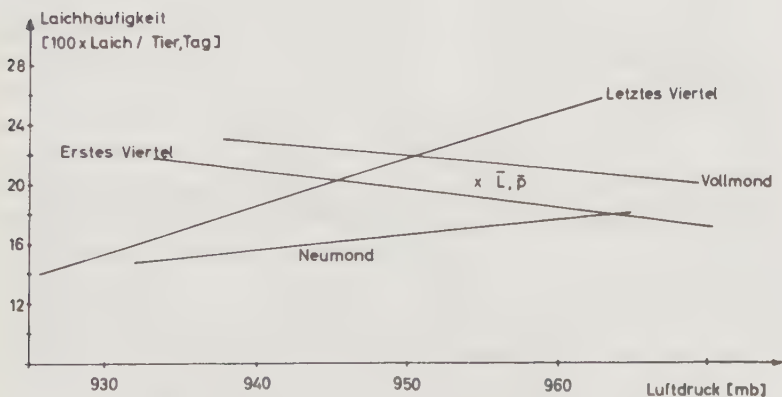


Abb. 36. Die Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck im Verlauf des synodischen Monats (Tag des Eintritts der Phase ± 3 Tage) im Winter bei Verwendung nicht transformierter Daten. (Statistische Werte siehe Tab. 14)

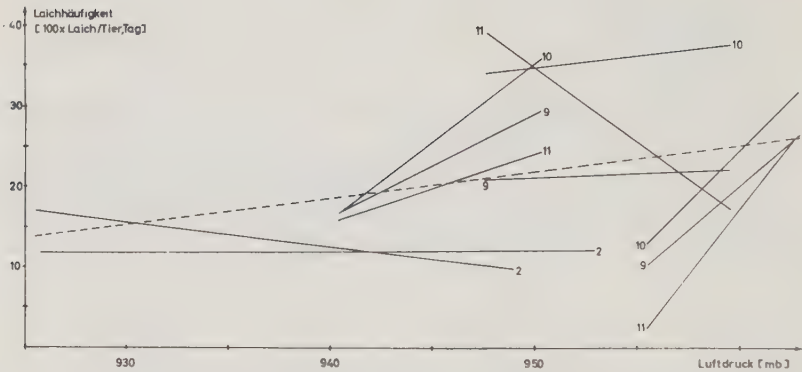


Abb. 37. Regressionsgeraden für die Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck für die n-Schemata des letzten Mondviertels im Winter. Die Ziffern geben die Versuchsbezeichnung. Die gemeinsame Regressionsgerade ist gestrichelt gezeichnet. Sie ist mit $2p = 0,025$ gegen Null zu sichern.

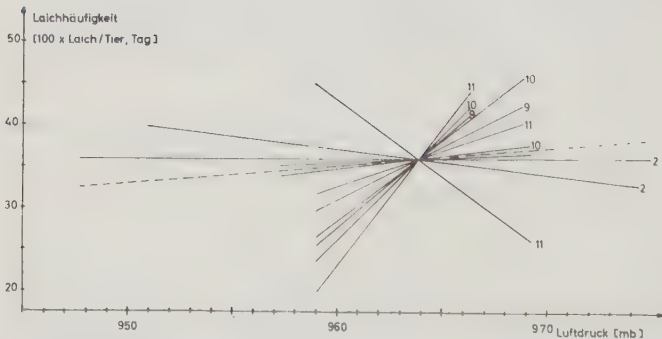


Abb. 38. Wie Abb. 37, jedoch nach Transformation der Daten. Die gemeinsame Regressionsgerade (gestrichelte Linie) ist nicht gegen Null zu sichern ($2p = 0,40$).

Laichproduktion und Luftdruck für die Neumond-Phase errechnet werden kann, die noch auf dem 2% Signifikanzniveau zu sichern ist. (Bei der Auswertung der entsprechenden transformierten Daten war das 0,1% Niveau erreicht worden.) Für die Zeit um Vollmond erhält man negative Korrelation, die - wie auch bei Rechnung mit transformierten Daten - mit $2p = 0,01$ signifikant ist. Die Korrelationskoeffizienten für die Quadraturen sind nicht gegen Null zu sichern (Abb. 35).

Ohne Transformation der Wertepaare der Winterversuche tritt zur Zeit des letzten Mondviertels eine positive Korrelation ($2p = 0,025$) zwischen Laichproduktion und Luftdruck auf (Abb. 36).

Aus Abb. 37 ersieht man, daß die Laich- und Druckwerte für zwei n-Schemata im Mittel niedriger liegen als die der übrigen (beide Geraden mit Ziffer 2 bezeichnet). Diese Geraden repräsentieren die Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck im Winter während des letzten Mondviertels für den Versuch 2 ($\bar{p}$ und $\bar{L}$ siehe Tab. 10/8). Die Wassertemperatur dieses Versuchs betrug 17°C und liegt niedriger als in den übrigen Versuchen.

Unterließe man eine Angleichung der Einzelwerte der n-Schemata durch Transformation, würde in diesem Fall ein Korrelationseffekt entstehen, ungeachtet der Tatsache, daß die eine der beiden Geraden eine negative Steigung aufweist ($b = - 0,31$), und die andere fast abszissenparallel verläuft ($b = + 0,007$). Abb. 38 zeigt die Geraden der Abb. 37 nach Transformation und die errechnete gemeinsame Regressionsgerade.

Es soll nicht unterlassen werden darauf hinzuweisen, daß sämtliche Regressionsgeraden der n-Schemata um das letzte Mondviertel der Versuche 9 bis 11 mit einer Ausnahme eine positive Steigung aufweisen (Abb. 37). Eine Erklärung für diese Ausnahme kann nicht gegeben werden. Läßt man die Daten für diese "Ausnahmegerade" außer acht, und führt für die restlichen transformierten Werte die Korrelationsrechnung durch, so erhält man $r = + 0,37$; $2p = 0,005$.

Obwohl durch diese Manipulation die Stichprobe verzerrt wird, ist die Frage nach einer möglichen positiven Korrelation in den n-Schemata um das letzte Mondviertel für die Zeit im Anschluß an die natürliche Laichperiode zu stellen. Problematisch bleibt die gemeinsame rechnerische Behandlung der Daten für die Versuche 1 und 2 einerseits und 9 bis 11 andererseits, liegen doch die Versuche 1 und 2 unmittelbar vor, die Versuche 9 bis 11 aber am Ende der natürlichen Laichperiode.

4.4. Diskussion

Die statistische Auswertung der Versuchsergebnisse läßt einen Zusammenhang zwischen Luftdruck und Fortpflanzungstätigkeit von *Lymnaea stagnalis* erkennen. Sowohl positive als auch negative Korrelationen können nachgewiesen werden. Im Verlauf des synodischen Monats findet ein Vorzeichenwechsel des Korrelationskoeffizienten statt. Überdurchschnittlich hoher Luftdruck führt in der Zeit um Neumond zu überdurchschnittlich hoher Laichproduktion; in der Zeit um Vollmond tritt überdurchschnittlich hohe Laichproduktion jedoch bei untermittlerem Luftdruck auf. Bei Neumond und Tiefdruck, sowie bei Vollmond und Hochdruck sinkt die Laichablage unter den Durchschnittswert (Abb. 31, 35). Diese Beziehungen gelten für die Zeit der natürlichen Laichperiode (März bis Mitte September). In den Herbst- und Wintermonaten gelangen die Tiere unter Langtagbedingungen (16/8 LD) zwar zur Eiablage, es können auch Korrelationen zum Luftdruck gefunden werden (Versuch 2, Abb. 12; Versuch 9 und 10, Seite 38), jedoch ist eine Lunarperiodizität statistisch nicht nachweisbar. VAN DER STEEN (1967) untersucht ebenfalls den Einfluß des Luftdrucks auf die Laichproduktion von *L. stagnalis*.

Seine Versuchsbedingungen unterscheiden sich von denen der vorliegenden Arbeit:

1. Die Tiere wurden im 12-Stunden-Tag gehalten.
2. Die Wassertemperatur betrug 25° C.
3. Die Tiere wurden während des Versuchs einzeln in 500 ml Gefäßen gehalten. Diese waren mit Bohrungen versehen und standen gemeinsam in fließendem Wasser.

Der Autor führte 3 Versuche von 24, 29, und 46 Tagen durch. Eine negative Korrelation zwischen der Höhe des Luftdrucks und der Laichproduktion in der ersten Hälfte des 46-Tage Versuchs betrachtet er als Kunstprodukt und führt es auf eine korrelative Verknüpfung zwischen Luftdruck und Luftdruckänderung zurück. In den übrigen Daten kann er keine Korrelation zwischen Laichzahl und Luftdruckhöhe finden.

Dies stimmt mit meinen Befunden insofern überein, als die Häufigkeit für signifikante Fälle von der Korrelationsdauer abhängig und die Wahrscheinlichkeit solcher Ereignisse - sofern man die zeitliche Beziehung zu den Mondphasen nicht berücksichtigt - verhältnismäßig klein ist (Abb. 16, 18, Tab. 7a, 7b).

Zur Luftdruckänderung ($\pm \delta p$) kann VAN DER STEEN eine Beziehung finden, wenn er die Richtung der Änderung rechnerisch vernachlässigt ($|\delta p|$). Für die 24 und 29 Tage dauernden Versuche errechnet er eine signifikante positive Korrelation; im Versuch über 46 Tage findet er einen Vorzeichenwechsel des Korrelationskoeffizienten: in den ersten 29 Tagen ist die Korrelation positiv, in der restlichen Versuchszeit jedoch negativ.

Betrachtet man die vorwiegend aufgetretene positive Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruckänderung (ohne Vorzeichen), so bedeutet dies, daß die Tiere auf jede Druckänderung (also auf $+\delta p$ und $-\delta p$) in gleicher Weise reagieren; das heißt, sie antworten sowohl auf steigenden als auch auf fallenden Druck mit einer Erhöhung der Laichproduktion. Nun wäre es denkbar, daß diese positiven Korrelationen zwischen positivem δp und der Laichproduktion (L) einerseits, und negativem δp und L andererseits,

seits nicht gleichzeitig in Erscheinung treten, sondern daß vielmehr zeitliche Bereiche mit Korrelationen zwischen $+\delta p$ und L abwechseln mit solchen, in denen Korrelationen zwischen $-\delta p$ und L vorkommen. Dieses Alternieren könnte in einem synodisch-monatlichen Rhythmus auftreten. Natürlich kann man auch in diesem Fall nur dann eine signifikante Korrelation für die Gesamtversuchsdauer errechnen, wenn man das Vorzeichen der Druckänderung nicht berücksichtigt. Sollte in den Versuchen VAN DER STEENS zur Zeit von Neu- und Vollmond eine Beziehung zwischen δp (mit Vorzeichen) und L vorhanden sein, so dürfte keine signifikante Korrelation zwischen $|\delta p|$ und L zu errechnen sein.

Tatsächlich finde ich, wenn ich für die Kurvenbereiche (46-Tage Versuch), in die die Syzygien fallen, Korrelationsrechnungen zwischen $|\delta p|$ und L durchführe, keine gegen Null zu sichernden Korrelationen (Abb. 39).

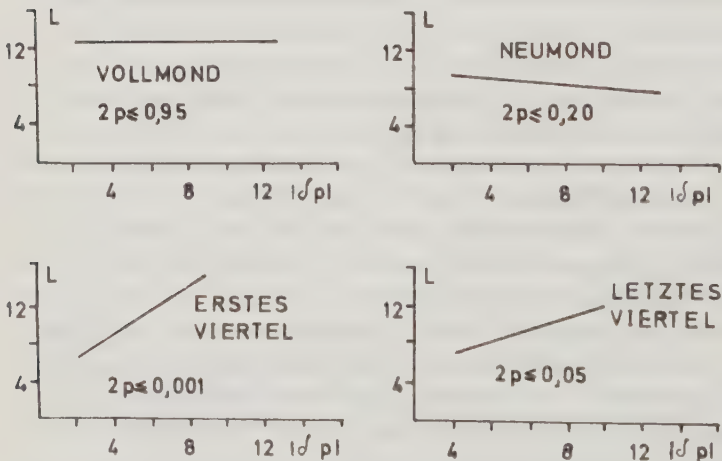


Abb. 39. Regressionsgeraden für die Korrelation zwischen dem Absolutbetrag der Druckänderung ($|\delta p|$) und den täglichen Laichzahlen (L) für die vier Mondphasen (Stichtag ± 3 Tage). Es wurden die Daten des 46-Tage Versuchs VAN DER STEENS (1967) benutzt.

Umgekehrt sind für die Versuchszeiten, die den Quadraturen zuzuordnen sind, signifikante positive Korrelationen zwischen $|\phi_p|$ und L zu errechnen (Abb. 39). Dies schließt gleichzeitig die Möglichkeit einer positiven oder negativen Korrelation zwischen $\pm\phi_p$ und L für die Zeit des ersten und letzten Mondviertels aus.

Den Mondphasen habe ich jeweils die Daten von sieben Tagen zugeordnet (Stichtag ± 3 Tage). Alle Wertepaare der gleichen Mondphase wurden gemeinsam korreliert. Nach Anwendung der vorne beschriebenen Transformation wurden folgende Irrtumswahrscheinlichkeiten erhalten:
Neumond: $2p = 0,30$; Vollmond: $2p = 0,20$;
letztes Viertel: $2p = 0,025$; erstes Viertel: $2p = 0,001$.

Diese Überlegungen geben einen Hinweis darauf, daß auch in den Ergebnissen VAN DER STEENS eine Lunarperiodizität vorhanden sein könnte, die jedoch nur aus den Originaldaten - der Autor bringt bearbeitete Daten (ϕ_p -Werte ohne Vorzeichen) - exakt errechnet werden kann.

Die vorne beschriebene Abhängigkeit der Laichproduktion von der Höhe des Luftdrucks ist statistisch zu sichern, jedoch kann daraus kein Kausalzusammenhang abgeleitet werden. Zwei wesentliche Erklärungen könnten in Frage kommen.

1. Der Luftdruck wirkt direkt auf die Laichproduktion.
2. Der Luftdruck an sich ist unwirksam. Vielmehr beeinflußt ein (oder mehrere) luftdruck-korrelierter Parameter die Laichablage. Dabei wird nichts darüber ausgesagt, ob der verursachende Faktor vom Luftdruck moduliert wird, oder seinerseits Luftdruck und Laichtätigkeit gleichsinnig verändert. In jedem Fall sollte eine Korrelation zwischen Laichproduktion und Druck (Gemeinsamkeitskorrelation) gefunden werden.

1. Der direkte Einfluß des Luftdrucks

Viele biologische Phänomene können mit dem barometrischen Luftdruck korreliert werden. Dies gilt sowohl für die Höhe des Luftdrucks als auch für seine Änderung. Eine unmittelbare Wirkung des Drucks ist nie nachgewiesen worden. CATTELL (1936) gibt einen Überblick über Versuche

mit sehr hohen und niedrigen Drucken. Doch kann man aus den geschilderten Ergebnissen nicht auf eine biologische Wirksamkeit barometrischer Luftdrucke schließen, lagen die angewandten Drucke doch meist außerhalb physiologischer Bereiche. Zwar gelang es bei Taschenmäusen die circadiane Rhythmik der Körpertemperatur durch künstliche Druckzyklen zu verschieben (HAYDEN und LINDBERG 1969) und durch experimentelle Luftdruckschwankungen das phototaktische Verhalten des Kornkäfers *Calandra* zu beeinflussen (BIRUKOW 1964a, b), doch kann in diesen Versuchen die Wirkung parallel zum Druck sich ändernder Faktoren, wie Luftfeuchte oder Sauerstoffpartialdruck, nicht ausgeschlossen werden.

Es scheint unwahrscheinlich, daß die Laichproduktion von *Lymnaea* vom Luftdruck direkt beeinflusst wird. Beim Auf- und Absteigen im Wasser sind die Tiere Druckänderungen unterworfen, die zum Teil in der Größenordnung extremer Barometerschwankungen liegen. Daneben verändern die Tiere bei schwebenden Vertikalbewegungen aktiv das Volumen ihrer luftgefüllten Atemhöhle und damit den Druck der Atemgase. Ein weiterer Hinweis darauf, daß der ursächliche Faktor nicht im Luftdruck an sich zu suchen ist, kann im unterschiedlichen Verhalten der Tiere gegenüber dem Druck im Verlauf des synodischen Monats gesehen werden.

2. Der indirekte Einfluß des Luftdrucks

Hinweise in der Literatur lassen vermuten, daß - wenn auch nicht in allen Fällen, so doch sicher in vielen - nicht der Luftdruck selbst wirksam ist, sondern mit dem Luftdruckgeschehen gekoppelte geophysikalische Faktoren. BIRUKOW (1964b) berichtet, daß die für einen längeren Zeitraum aufgestellte Kurve für das phototaktische Verhalten des Kornkäfers *Calandra* der Druckkurve manchmal vorauseilt oder zurückbleibt. Solche kleineren zeitlichen Verschiebungen erwähnen auch TRUCHAN und BOYER (1972) bei ihren Kurven für die motorische Aktivität von Mäusen und den synchron laufenden Luftdruckkurven. Daraus schließen diese Autoren, daß nicht die barometrische

Luftdruckschwankung als solche die Tiere beeinflusst, sondern ein einstweilen noch hypothetischer geophysikalischer Faktor, der seinerseits mit dem Luftdruck variiert. BROWN (1954) mißt die Zeitdauer, die Austern ihre Schalen geöffnet halten und findet eine positive Korrelation zu den Luftdruckwerten des nächsten Tages. In der ersten Hälfte einer weiteren Meßreihe tritt zunächst positive, dann in der zweiten Hälfte negative Korrelation zum Luftdruck des übernächsten Tages auf (BROWN et al. 1956). Eine gleichzeitig vorgenommene Messung an der Muschel Venus bringt negative Korrelation. BROWN, WEBB und MACEY (1957) errechneten lag-lead Korrelationen zwischen biologischen Größen wie Schalenöffnungszeiten von Ostrea und Venus, oder Sauerstoffverbrauch von Karotten, Kartoffeln, Fucus, Triturus und zwei Arten von Winkerkrabben einerseits, und dem Luftdruck des nächsten oder übernächsten Tages andererseits.

Da die Organismen durch den Luftdruck, der erst ein bis zwei Tage später auftritt, nicht beeinflusst werden können, könnten sie auf irgendwelche geophysikalische Faktoren reagieren, die ihrerseits ein lead-Korrelation zum Luftdruck aufweisen.

Dieser Hypothese geben Versuche unter konstanten Luftdruckbedingungen zusätzliches Gewicht. Erstaunlicherweise konnten nämlich signifikante Korrelationen zwischen dem O_2 -Verbrauch von keimenden Kartoffeln, von Winkerkrabben und von Schnecken (*Ilyanassa obsoleta* Say) und dem barometrischen Außenluftdruck gefunden werden, obwohl die Versuchsorganismen einem ständigen konstanten Druck von 28,5 inch Hg ausgesetzt waren (BROWN, WEBB, MACEY 1957, BROWN, WEBB, BRETT 1959).

Es ist bekannt, daß physikalische Parameter in der Umgebung der Erde funktional miteinander und häufig auch zum Luftdruck in Beziehung stehen. Änderungen eines dieser Parameter bewirken Veränderungen der anderen Parameter. So bestehen Zusammenhänge zwischen dem Luftdruck bzw. der Luftdruckänderung und der Totalintensität der kosmischen Strahlung, der Wellen- und Partikelstrahlung

nach Sonneneruptionen, der erdmagnetischen Aktivität, Störungen des luftelektrischen Potentialgefälles und der Ionenkonzentration in der Atmosphäre (u.a. BARNOTHY und FORRO 1939, DE RUDDER 1952, SUNDERMANN 1954, WURLITZER 1958, BARTELS 1962, VARGA 1973). Zahlreiche geophysikalische Faktoren zeigen neben aperiodischen Veränderungen auch periodische, mondentägige und mondatmonatliche Variationen. Durch die Gravitationswirkung des Mondes treten geringe regelmäßige Schwankungen des Bodendruckes auf. Sie werden von dem unregelmäßigen Luftdruckgeschehen der Großwetterlagen überlagert und dürften kaum biologisch wirksam sein. Horizontal- und Vertikalkomponente, sowie die Totalintensität des Erdmagnetfeldes sind infolge der Gezeitenbewegung der Ionosphäre tagesperiodischen, monatlichen und jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. Die Intensität der kosmischen Strahlung weist mondatabhängige Veränderungen auf. (BAGGE und BINDER 1959, BARTELS 1963, HAURWITZ und CHAPMAN 1967)

Zahlreiche Publikationen weisen darauf hin, daß geophysikalische Faktoren bzw. ihre periodischen oder unregelmäßigen Variationen tatsächlich biologisch wirksam sein können.

Zwischen dem O_2 -Verbrauch keimender Kartoffeln und der Hintergrundstrahlung finden BROWN, SHRINER und WEBB (1957) eine nicht lineare positive Korrelation, gleichgültig ob sie die physikalischen Meßwerte des selben Tages in die Rechnung einsetzten oder die zwei Tage vorher registrierten. Je nach Tageszeit unterschiedliche, positive oder negative Korrelationen treten auf zwischen der Nukleonenkomponente der kosmischen Strahlung und dem O_2 -Verbrauch von *Uca pugnax* Smith, *Triturus spec.* und Kartoffeln, sowie der motorischen Aktivität von *Venus mercenaria* (L.) (BROWN, WEBB, BENNETT 1958).

Planarien können zwischen verschiedenen Feldintensitäten eines Gammastrahlers unterscheiden und die Strahlungsrichtung wahrnehmen (BROWN 1963, BROWN und PARK 1964). Gegenüber künstlicher Gammastrahlung in der Größenordnung des 8-fachen der Hintergrundstrahlung sind weiße Mäuse in

Bezug auf ihre motorische Aktivität im Laufe des Tages unterschiedlich sensitiv (BROWN, PARK, ZENO 1966). Künstliche magnetische Felder beeinflussen das Orientierungsverhalten der Schnecke *Nassarius* (BROWN 1971). Die Tiere reagieren am stärksten auf Felder mit der Horizontalkomponente von 0,2 Gauß (BROWN und BARNWELL 1960, BARNWELL und BROWN 1962). Die Reaktion auf künstliche Felder in der Größenordnung des Erdfeldes weist einen Tagesgang auf (BROWN et al. 1959). Die Tiere konnten unterscheiden, ob die Feldlinien parallel oder senkrecht zur Körperachse verliefen (BROWN, WEBB, BARNWELL 1964). Die Reaktionszeit des Regenwurms auf einen Lichtreiz ist im natürlichen Erdmagnetfeld abends kürzer als am Mittag. Im nahezu auf Null kompensierten Feld kann kein Unterschied in der Reaktionszeit gefunden werden (BENNETT und HUGUENIN 1969). Nach WILTSCHKO (1972a,b) funktioniert der Magnetkompaß der Rotkehlchen nur in einem bestimmten Bereich der Totalintensität des Magnetfeldes. Die tages- und jahreszeitlichen Schwankungen der Totalintensität des geomagnetischen Feldes bewegen sich in der Größenordnung um 1000 Gamma. Wenn Bienen den optischen Winkel zwischen Sonne und Flugbahn ins Schwerefeld transponieren, treten gesetzmäßige Fehler (Mißweichung) auf. So geringe Intensitätserhöhungen von 1000 Gamma beeinflussen die Tageskurven der Mißweichung (LINDAUER 1968). Dipteren bevorzugen beim Landen oder in der Ruhe die Nord-Süd oder Ost-West-Richtung. Im künstlichen Feld verläuft die Längsachse der Tiere (*Sarcophaga*, *Calliphora*, *Lucilia*, *Musca*) parallel oder senkrecht zu den Feldlinien. Im kompensierten Feld zeigen *Calliphora* und *Musca* keine gerichtete Körperstellung. Bestimmte Termitenarten stellen sich in der Ruhe im natürlichen und künstlichen Feld senkrecht zu den Feldlinien. Bei Feldkompensierung zeigen die Tiere keine Vorzugsrichtung (BECKER 1963a,b, 1965, BECKER und SPECK 1964). Nach BROWN (1962) kann *Dugesia dorotocephala* Änderungen des elektrostatischen Feldes der Umgebung wahrnehmen und mit verschiedenen Fortbewegungsrichtungen beantworten. Dabei treten tagesperiodische Variationen auf. Bei Störungen

des luftelektrischen Potentialgefälles werden starke Schwankungen in der Saugleistung der Honigbiene beobachtet (SCHUA 1952). Rhythmische elektrostatische Felder können bei Mäusen als Zeitgeber fungieren (DOWSE und PALMER 1969).

Über einen Einfluß ionisierter Luft auf biologische Prozesse berichten ALTMANN und WARNKE (1971). Bienen reagieren auf ionisierte Luft mit einer Erhöhung der Flügelschlagamplitude und der Laufaktivität. Beim Einatmen ionisierter Luft wird der Sauerstoffgehalt des Blutes beim Menschen erhöht, und die Pulsfrequenz erniedrigt (VARGA 1973). Die Bedeutung elektromagnetischer Felder auf die circadiane Periodik des Menschen demonstriert WEVER (1967, 1968).

Die Sensitivität vieler Organismen gegenüber geophysikalischen Faktoren sollte an einigen Literaturbeispielen aufgezeigt werden. Mondabhängige geophysikalische Periodizitäten können tidale, semilunare und lunare Rhythmen, wie sie für viele Organismen beschrieben werden, synchronisieren oder induzieren.

So ist beispielsweise der O_2 -Verbrauch von Kartoffeln, Karotten und der Braunalge *Fucus spec.* in der Zeit um Neumond geringer als bei Vollmond (BROWN, FREELAND, RALPH 1955), für die Schnecke *Ilyanassa obsoleta* Say wird ein Minimum im O_2 -Verbrauch für die Woche nach Neumond und ein Maximum für die Woche nach Vollmond angegeben (BROWN, BRETT, WEBB 1958). Der O_2 -Verbrauch von zwei in der Gezeitenzone lebenden Schnecken (*Littorina littorea* (L.) und *Urosalpinx cinereus* Say) zeigt einen tidalen Rhythmus (SANDEEN, STEPHENS, BROWN 1954), von *Uca pugnax* Smith einen tidalen und semilunaren (BROWN, BENNETT, WEBB 1954), und vom Regenwurm einen tidalen und lunaren Rhythmus (RALPH 1957).

Das lokomotorische Verhalten von Regenwürmern beschreibt BENNETT (1968). Die Kriechgeschwindigkeit am Abend ist in der Zeit um Vollmond erheblich größer als um Neumond; daneben bestehen jahresperiodische Schwankungen. *Uca pugnax* Smith hat einen tidalen Aktivitätsrhythmus (BENNETT et al.

1957), *Carcinus maenas* (L.) einen semilunaren (NAYLOR 1958). Die Laufaktivität der Ratte zeigt einen monden-tägigen Rhythmus, daneben ist ein Lunarrhythmus erkennbar (BROWN, SHRINER, RALPH 1956, BROWN und TERRACINI 1959). Hamster zeigen ebenfalls eine monatliche Lunarperiodizität ihrer motorischen Aktivität (BROWN und PARK 1967). Eine tidale und semilunare Rhythmik im Farbwechsel wird bei *Callinectes sapidus* L. (FINGERMAN 1955) und *Uca pugnax* (BROWN et al. 1953) gefunden.

Das Orientierungsverhalten der Planarie *Dugesia doroto-cephala* und der Schnecke *Ilyanassa obsoleta* ändert sich mit dem Mondphasenwechsel (BROWN WEBB, BRETT 1960, BROWN 1963, 1971). Von einer lunaren Periodizität der negativen Phototaxis des Kornkäfers *Calandra granaria* (L.) berichtet BIRUKOW (1962).

Häufig wird das Fortpflanzungsgeschehen von Organismen durch Rhythmen bestimmter Periodenlänge synchronisiert. Bekannt sind die lunare Schwärmpseudoperiodik des Polychaeten *Platynereis* (HAUENSCHILD 1955, 1960) und die semilunare Schwärmpseudoperiodik der Mücke *Clunio* (NEUMANN 1963, 1968). *Melampus bidentatus* Say laicht auch unter Laborbedingungen nur um die Zeit um Voll- und Neumond (RUSSEL-HUNTER, APPLEBY, HUNTER 1972).

Zwei Phänomene, deren biologische Bedeutung noch völlig unklar ist, sollen noch erwähnt werden. Beim Guppy konnten lunarperiodische Schwankungen der Farbempfindlichkeit nachgewiesen werden (LANG und BIRUKOW 1964, LANG 1964, 1967, 1969). Über lunarperiodische Schwankungen des Lichtpräferendums bei der Bachplanarie *Euplanaria gonocephala* (Dug.) berichten MAY und BIRUKOW (1966).

Es ist anzunehmen, daß die Laichproduktion von *Lymnaea stagnalis* nicht vom Luftdruck selbst beeinflußt wird. Viele geophysikalische Faktoren stehen in Beziehung zu den wetterabhängigen Luftdruckverhältnissen oder werden ihrerseits von diesen moduliert. Die errechnete Korrelation zwischen Laichproduktion und Luftdruck könnte somit als Gemeinsamkeitskorrelation angesehen werden, das heißt, der ursächliche Faktor wäre in einer einstweilen noch

hypothetischen, luftdruck-korrelierten Größe zu suchen. Die unterschiedliche Reaktion von *L. stagnalis* auf den "barometrischen Luftdruck" bei Neu- und Vollmond unterstützt diese Hypothese.

Die lunarperiodisch sich ändernde Abhängigkeit der Laichproduktion vom Luftdruck tritt nur während der natürlichen Laichperiode auf, im Herbst und Winter kann zwar die Korrelation zum Luftdruck gefunden werden, eine Lunarperiodizität aber ist nicht nachweisbar. (Jahreszeitlich sich ändernde Beziehungen zwischen dem Luftdruck und dem O_2 -Verbrauch von Kartoffeln beschreibt BROWN (1958): im Sommer sei die Korrelation positiv, während der kälteren Jahreszeit aber negativ.)

Für die geschilderte lunarperiodische Beziehung zwischen Luftdruck und Laichablage der Süßwasserschnecke *Lymnaea stagnalis* kann man annehmen, daß mindestens zwei Faktoren beteiligt sind: ein luftdruck-korrelierter Faktor, der ständig die Laichproduktion beeinflusst, und ein zweiter Faktor, der im Sommer eine Lunarperiodizität aufweist und den ersten Faktor moduliert.

Wegen der Komplexität geophysikalischer Umweltfaktoren kann nicht - ohne weitere Versuche abzuwarten - entschieden werden, welche geophysikalischen Parameter die Laichproduktion von *L. stagnalis* in der beschriebenen Weise beeinflussen.

5. Zur biologischen Bedeutung der Laichgallerte

5.1. Einleitung

Gallerten sind im Tierreich weit verbreitet. Bei vielen Tierarten werden Eier in Gallertsubstanzen, die von sezernierenden Bereichen des Genitaltraktes gebildet werden, eingehüllt. Gallertumhülle, einzeln abgelegte Eier findet man bei Urodelen. Bei Fröschen verklebt der Gallertmantel vieler Einzeleier, so daß Laichballen entstehen. Dies gilt auch für die amphibisch lebende Schnecke *Succinea*. Kröten produzieren lange, perlschnurförmige Laiche. Schließlich können auch viele Eier in einer gemeinsamen Gallerthülle abgelegt werden, so bei einigen Polycladen, bei vielen Nemertinen, bei Gordiiden und bei Cephalopoden (Decapoden) (KORSCHOLT-HEIDER 1936). Auch bei Wasserinsekten liegen die Eier oft in Laichkugeln oder -ballen, z.B. bei Plecopteren, Chironomiden und vielen Trichopterenarten (ENGELHARDT 1962).

Die biologische Bedeutung dieser Gallertbildungen ist mannigfach. Doch ist unser Wissen darüber noch sehr unvollständig. Die Gallertschicht von Seeigelleiern enthält die zur Befruchtung notwendigen Gynogamone (KÜHN 1965). Über die Rolle, die die Gallertsubstanz beim Befruchtungsablauf von *Bufo arenarum* Hensel spielt, berichten BARBIERI und RAISMAN (1969). Inhaltsstoffe der Gallerte können zum Aufbau des Embryos verwendet werden, so bei *Loligo* (KAMACHI, zit. FLASCHENTRÄGER und LEHNARTZ 1959), oder als erste Nahrung der geschlüpften Jungen dienen, wie das für Kaulquappen von NEEDHAM (1931) angegeben wird. Oft ermöglichen Gallerthüllen das Schweben im Wasser (JACOBS 1935); so besitzen viele planktonische Süßwasseralgen und manche schwebende Rädertiere solche Hüllen; Nereiseier sind spezifisch schwerer als Wasser, bilden aber nach der Befruchtung einen mächtigen Gallertmantel aus, der es ihnen ermöglicht, zu schweben. Die

Eier des früh laichenden Grasfrosches *Rana temporaria* L. sind ebenfalls schwerer als Wasser. JACOBS (1935) sieht die ökologische Bedeutung der mächtigen Gallertmasse, die ein Absinken der Eier verhindert, darin, daß die früh abgelegten Laiche in den oberen, wärmeren und gut durchlichteten Wasserschichten zur Entwicklung kommen können. (Der Wasserfrosch *Rana esculenta* L. laicht später ab; die Gallerthülle seiner Eier ist so dünn, daß sie diese nicht tragen kann.)

Die Mehrzahl der Süßwasserschnecken umgibt ihre Eier - oft mehr als Hundert - mit gallertigen Hüllen, die besondere Strukturierungen und artspezifische Merkmale aufweisen. Eine ausführliche Beschreibung der Morphologie der Laiche der Süßwasserschnecken gibt NEKRASSOW (1929). BRETTSCHEIDER (1948a,b) berichtet über die Bildung der primären, sekundären und tertiären Eihüllen in den verschiedenen Abschnitten des Genitaltraktes und über die Prozesse bei Befruchtung und Eiablage von *Lymnaea stagnalis*. Für diese Art (und auch für *Planorbis corneus* und *Succinea putris*) liegen Untersuchungen über die chemischen Bestandteile der Eihüllen vor. Die Laichgallerte enthält Fett, Proteine und in mehreren konzentrischen Schichten Mucopolysaccharide. Daneben wird Calcium in beträchtlicher Menge gefunden (JURA und GEORGE 1948). Die biologische Bedeutung der Laichgallerte sieht NEIMANN (zit. BRONN 1928) in einer gewissen Austrocknungsresistenz: 75 Minuten Exposition in strömender Luft können ohne Schaden für die Embryonen ertragen werden. BRETTSCHEIDER (1948a) glaubt, daß die Gallerte den frisch geschlüpften *Lymnaeen* als Nahrung dienen könnte.

Die folgenden Untersuchungen beschäftigen sich zunächst mit der Austrocknungsresistenz von *Lymnaea*-Laichen und Eiern. Der zweite Abschnitt stellt einen Beitrag zum Problem der intrainestinalen Verschleppung von Süßwassertieren dar. Es wird die Frage gestellt, inwieweit die Gallerte die Entwicklungsfähigkeit der Embryonen nach Verfütterung und Darmpassage in Enten gewährleistet. Zuletzt werden einige Tests zur bakteriziden und fungiziden Wirkung der Gallerte beschrieben.

5.2. Die Gallerte als Austrocknungsschutz

5.2.1. Methodik

Laiche und herauspräparierte Eier wurden bis zu 10 Stunden der Luft ausgesetzt. Der Wasserverlust wurde durch Wägung bestimmt und in Prozent des Frischgewichtes ausgedrückt. In analoger Weise wurde der Wasserverlust von Eiern - nach Austrocknung innerhalb der intakten Laichkapsel - gemessen. Dazu wurde ein Teil der Eier aus den einzelnen Laichen herausgenommen, durch kurzes Hin- und Herrollen mit einem Pinsel auf einer Plastikunterlage möglichst von anhaftender Gallerte befreit und sofort gewogen. Die für die Präparation geschaffene Öffnung der Laichkapsel wurde mit einer Klemme aus Stahldraht verschlossen. Nach Luftexposition wurden die restlichen Eier herauspräpariert, gewogen und ihr Wassergehalt wie oben in Prozent des Frischgewichtes angegeben.

Verwendet wurden Laiche mit je 100-150 Eiern und einem Alter bis zu 3 Tagen.

Die relative Luftfeuchte während der Expositionszeit betrug 44-50 %, die Lufttemperatur 22-24^o C.

Der Mittelwertberechnung für den Wasserverlust vollständiger Laiche liegen jeweils 8-10 Meßwerte zugrunde, für den der frei präparierten Eier je 3 Einzelwerte von jeweils 30-35 Eiern. Zur Mittelwertbildung für den Wasserverlust der Eier innerhalb der Laichkapsel wurden 5 Einzelwerte aus der Wägung von jeweils ca. 30 Eiern für die einzelnen Expositionszeiten herangezogen. Die Dauer der Luftexpositionen ist aus Abb. 40 ersichtlich.

Das Trockengewicht der Eigelege sowie der Einzeleier wurde nach 60-stündiger Austrocknung im Exsikkator über CaCl_2 bestimmt.

Zur Prüfung der Entwicklungsfähigkeit der Embryonen nach Luftexposition ganzer Laiche bzw. freier Eier wurden kleine Zylinder aus Perlonnetz ($\varnothing$ 4 cm, Höhe 7 cm) verwen-

det, die in luftdurchströmtes Wasser von $22,5^{\circ}\text{C}$ eingehängt waren.

5.2.2. Ergebnisse und Diskussion

In Abb. 40 ist der zeitliche Verlauf der Wasserabgabe an der Luft von ganzen, vollständigen Laichen und außerdem von aus der Gallerthülle frei präparierten Eiern dargestellt; weiterhin der Wasserverlust von Eiern, die sich während der Expositionszeit an der Luft innerhalb der Gallerthülle befanden.

Die Kurve für die Austrocknung ganzer Laiche verläuft in den ersten 3 bis 4 Stunden fast linear; nach 4 bis 5 Stunden beträgt der Gewichtsverlust durch Wasserabgabe schon die Hälfte des Frischgewichtes; nach 9 bis 10 Stunden erreicht die Wasserabgabe $95,8\%$ ($\pm 0,5$) des Frischgewichtes und damit den im evakuierten Exsikkator über CaCl_2 ermittelten Gesamtwassergehalt ganzer Laiche von 96% ($\pm 0,6$).

Die Austrocknung freier Eier erfolgt viel rascher, was schon auf Grund der, der Luft ausgesetzten, größeren Oberfläche der Eier zu erwarten ist. Schon nach 60 Minuten liegt der gemessene Wasserverlust bei $88,8\%$ ($\pm 1,1$) des Frischgewichtes und damit im Bereich des Gesamtwassergehaltes der Eier ($89,3\% \pm 0,1$).

Die Wasserabgabe von Eiern, die sich während der Expositionszeit innerhalb der Laichhülle befanden, ist erheblich geringer als die freier Eier (oder auch ganzer Laiche) und über einen Zeitraum von etwa 8 Stunden nahezu konstant. Nach 1-stündiger Austrocknung verlieren sowohl der vollständige Laich als auch die in der Gallerthülle liegenden Eier mit $14,7\%$ ($\pm 3,8$) bzw. $13,1\%$ ($\pm 4,9$) etwa gleich viel Wasser. Während danach jedoch die Gallerte stetig austrocknet, bleibt der Wasserverlust der Eier bis 8 Stunden Luftexposition zwischen 20 und 30% stehen.

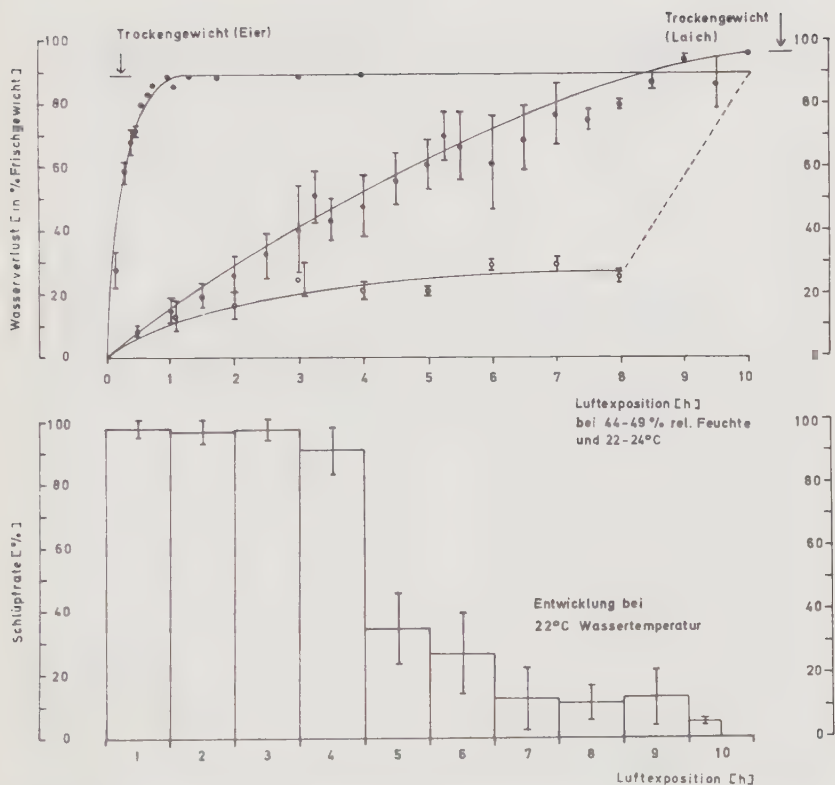


Abb. 40. Wasserverlust und Austrocknungsresistenz nach Luftexposition. Die obere Abbildung zeigt den zeitlichen Verlauf der Austrocknung von Eiern, die aus der Laichkapsel herausgenommen worden waren (obere Kurve), von ganzen Laichen (mittlere Kurve) und von Eiern, die sich während der Expositionszeit innerhalb der Kapsel befanden (untere Kurve). Im Histogramm sind die Schlüpfraten aus Eigelegen angegeben, die 1-10 Stunden der Luft ausgesetzt worden waren.

Nach 10 Stunden ist die maximale Wasserabgabe der Eier erreicht.

Es sei darauf hingewiesen, daß bis 10 Stunden und länger getrocknete Laiche bei Zugabe von Wasser noch quellungsfähig sind und ihren ursprünglichen Wassergehalt wieder erreichen. Einzeleier kollabieren beim Austrocknungsprozeß und bleiben bei Wasserzugabe deformiert.

Über die Entwicklungsfähigkeit luftexponierter Laiche ergibt sich folgendes Bild. Die Zahl der geschlüpften Tiere ist meist kleiner als die der unmittelbar nach Luftexposition noch lebenden (und sich in den Eihüllen bewegenden) Embryonen.

Da auch bei nicht behandelten Laichen die Zeitspanne zwischen dem Schlüpfen des ersten und des letzten Tieres des öfteren mehr als 10 Tage betragen kann, wurde als Toleranzzeit für die Bestimmung der Schlüpftrate ein Zeitraum von 30 Tagen festgelegt. Die Entwicklungsdauer bei $22,5^{\circ}\text{C}$ liegt bei 16 Tagen (Abb. 41), somit entspricht die Toleranzzeit der zweifachen Entwicklungsdauer.

Nach Austrocknung der ganzen Laiche bis zu 3 Stunden beträgt die Rate der geschlüpften Tiere ungefähr 97 % der jeweiligen Gesamtzahl der Eier (Abb. 40). Nach 5-stündiger Exposition ist die Schlüpftrate auf 34 % gesunken und verringert sich mit fortschreitender Austrocknungszeit. 10-stündiger Aufenthalt der Eigelege an der Luft wirkt stets letal. Für freie Eier wirkt 1-stündiger Luftaufenthalt letal. Die Tatsache, daß der Wasserverlust der Eier über 8 Stunden bei 20-30 % konstant gehalten wird, während die Gallerte in dieser Zeit stetig Wasser abgibt, könnte auf ein aktiv geregeltes

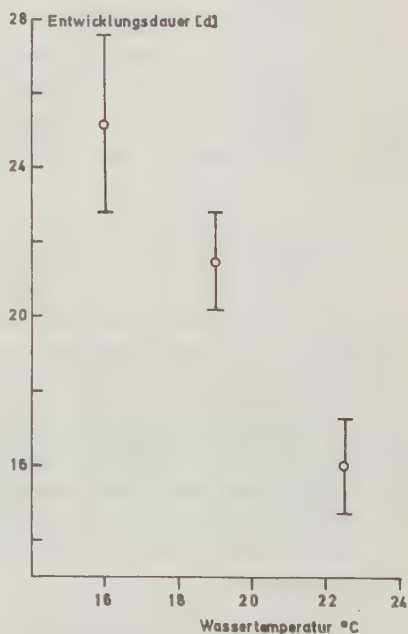


Abb. 41. Entwicklungsdauer und Temperatur. (Schlüpfen des ersten Tieres)

System deuten, das über eine bestimmte Zeit hinweg die Embryonen vor zu großem Wasserverlust bewahrt, dann aber rasch zusammenbricht. Da die Schlüpftrate aber schon nach 5 Stunden stark reduziert ist, kann man annehmen, daß eine Verminderung des Wassergehaltes um 20-30 % nur etwa 4 Stunden toleriert werden kann, danach aber zu Schädigungen und Absterben in späteren Entwicklungsstadien führt.

Es ist zu vermuten, daß ein geringerer Wasserverlust länger als 4 Stunden ertragen wird und damit die Schlüpf- und Entwicklungsraten möglicherweise erst nach 8 Stunden beim Zusammenbrechen des Systems vermindert werden. Unter höheren Luftfeuchten als sie im Versuch verwendet wurden, sollte der Wasserverlust bei Luftexposition auf niedrigerem Niveau konstant gehalten werden. Es könnte dabei das Zusammenbrechen des Systems zeitlich verzögert und so der Schutz vor Austrocknung verlängert werden. Hohe Luftfeuchten treten über der Wasseroberfläche bzw. im Uferbereich trockenfallender Gewässer auf. Es ist durchaus denkbar, daß bei Erreichung des Taupunktes am Abend der Wasserverlust luftexponierter Laiche im Freiland wieder ersetzt werden kann.

In diesem Zusammenhang soll erwähnt werden, daß Eigelege von *L. stagnalis* auch außerhalb des Wassers entwicklungsfähig bleiben. Die Embryonen in Laichen, die im Experiment beim Sinken des Wasserspiegels der Luft ausgesetzt werden, kommen zum Schlüpfen, wenn der Laich nur noch teilweise eingetaucht ist. Eigelege auf feucht gehaltenem Substrat (Agar, Sand) zeigen Schlüpfraten von 70 % (± 17), während frei präparierte Eier nur dann zur Entwicklung gelangen, wenn die Luftfeuchte 100 % beträgt (Schlüpfraten von etwa 90 %). Bei 100 % relativer Luftfeuchte zeigen Eigelege - auf Glas liegend oder frei hängend - Schlüpfraten von über 80 % (± 5), während Eier ohne Gallerte (ebenfalls auf Glasunterlage) kollabieren. Außerhalb des Wassers geschlüpfte Tiere überleben auf feuchtem Substrat (Agar) nach 4 Monaten noch zu 40 %.

5.3. Die Schutzwirkung der Gallerte bei Darmpassage

5.3.1. Methodik

An eine ausgewachsene Hausente wurden sowohl ganze Laiche als auch aus der Gallerthülle frei präparierte Eier verfüttert. Das Tier erhielt zwischen 10 und 18⁰⁰ Nahrung, und zwar ein Mischfutter aus Kartoffeln, Quark und Kleie, später zusätzlich Lemna, zerkleinerte Äpfel und Salat. In einem 50 Tage dauernden Versuch wurden dem hungrigen Tier um 10⁰⁰ mit der ersten Fütterung Laiche bzw. Eier gegeben und zwar in Abständen von 4-5 Tagen. Das Tier saß in einem 70x90x70 cm großen Käfig aus Maschendraht (Maschenweite 10 mm); der Kot fiel in eine verschiebbare Wanne unter dem Käfig auf Plastikfolien, von denen er abgespült werden konnte. Unter dem Binokular wurden die Kotproben auf ausgeschiedene Laiche und Laichbruchstücke untersucht. Diese wurden in Wasser gewaschen und in belüftete Entwicklungsgefäße (siehe Seite 91) gebracht.

5.3.2. Ergebnisse

Vorversuche ließen vermuten, daß eine Darmpassage von Lymnaea-Laichen und anschließende Entwicklung der Embryonen durchaus möglich sein sollte. So überlebten 50 % aller Embryonen einen 15-minütigen Wärmeschock in Wasser von 40° C, bei 60-minütiger Behandlung lag die Schlüpftrate bei etwa 10 %. Weiterhin blieb die Schlüpftrate nach Aufenthalt in 0,01 n HCl über 30 Minuten unverändert, bei 60 Minuten Aufenthalt lag die Mortalität bei ca. 50 %; Exposition von 3 Stunden Dauer war letal. In 0,001 n HCl überlebten alle Embryonen eine Expositionsdauer von 3 Stunden. Für freie Eier war diese Behandlung letal. Schließlich kamen nach 15 Minuten

Einwirkung einer Pepsin-HCl-Lösung bei 39° C (nach DAB 6) 4,4 % aller Embryonen zum Schlüpfen.

Von 12 verfütterten Laichen mit je ungefähr 70 Eiern konnten im Kot keine Reste festgestellt werden. Daraufhin wurde die Zusammenstellung des Futters geändert und zusätzlich Lemna, Äpfel und Salat gegeben.

In der anschließenden Versuchsreihe wurden insgesamt 40 Laiche mit 2560 Eiern verfüttert. Im Kot konnten 191 (= 7,5 %) Eier wieder gefunden werden. Die Hälfte der ausgeschiedenen Eier befand sich innerhalb der (aufgerissenen) Laichkapseln; diese Eier waren klar und durchsichtig; die restlichen Eier waren einzeln im Kot gelegen und - vermutlich durch Gallenflüssigkeit - grün bis hellbraun gefärbt. Von den ausgeschiedenen Eiern entwickelten sich 2 (= ca. 1%) zu normalen Individuen. Von der Gesamtzahl der verfütterten 2560 Eier sind dies 0,08 %.

10 Eier (= ca. 4 %) konnten im Kot nach Verfüttern frei präparierter Eier (Anzahl 260) aufgefunden werden. Diese waren alle grün-braun verfärbt. In Wasser eingebracht, platzten 8 davon auf. Keines kam zur Entwicklung.

10 Laiche wurden 2 Tage lang in eine 1/100 molare CaCl_2 -Lösung eingebracht. Die Embryonen von 3 Laichen entwickelten sich - in Leitungswasser zurückgebracht - normal. Die übrigen 7 Eigelege (mit 420 Eiern) wurden verfüttert. (Über den Einfluß des Calciums auf die Wirkung eines Hitzeschocks auf Lymnaea-Eier siehe RAVEN und ERKEL 1956; über Ca-Gehalt der Laichkapsel siehe JURA und GEORGE 1958; über die Diffusion von Ca-Ionen in die Laichgallerte siehe BOETTGER 1944). Im Kot konnten 117 (= ca. 28 %) der Eier gefunden werden. Davon lagen 84 noch innerhalb der Gallerthüllen. Vier Embryonen entwickelten sich weiter, starben dann aber in späten Entwicklungsstadien ab.

Die Durchgangszeiten betragen für die verfütterten Laiche und Eier zwischen 30 Minuten und 2,5 Stunden. Der Wassergehalt des Kotes lag bei 92 % (± 5); ohne Laichfütterung bei 91 % (± 4).

5.3.3. Diskussion

Viele limnische Organismen werden passiv, z.B. durch Wasservögel verbreitet. Wiederholt fand man am Gefieder sowie an Schnabel und Füßen anhaftende Dauerstadien oder Eier der verschiedensten Süßwassertiere: Statoblasten, Ephippien, encystierte Protozoen, Nematoden- und Rotatorieneier, Laich von Schnecken und Fischen, aber auch lebende Tiere wie Ostracoden, Amphipoden, Muscheln, Schnecken, Turbellarien und Hirudineen (u.a. THIENEMANN 1950, NIETHAMMER 1953). Manche Süßwasserarten scheinen auch den Transport im Verdauungstrakt von Wirbeltieren überstehen zu können. ZACHARIAS (zit. LAMPERT 1910) konnte aus getrocknetem Möwenkot Amöben, Stylonychien und eine Dileptus-Art züchten. STEUER (1910) fand im Darm eines Fisches ein entwicklungsfähiges Ephippium. Neuere Versuche liegen von LÖFFLER (1963) vor. Er verfütterte Eier von Triops, Artemia und Diaptomus und Ephippien von Daphnia magna Straus an einen Stockentenerpel und fand im Kot entwicklungsfähige Keime. Nach Darmpassage im Mausvogel Colius spec. entwickelten sich Ephippien von Daphnia magna (LÖFFLER und LEIBETSEDER 1966).

Die vorliegende Untersuchung stellt ein weiteres Beispiel dafür dar, daß Eier von limnischen Tieren den Verdauungstrakt von Wirbeltieren passieren können und entwicklungsfähig bleiben. Die Entwicklungsrate war mit 0,08 % allerdings äußerst klein, so daß Zweifel bestehen, daß die intraintestinale Verschleppung von *L. stagnalis* von wesentlicher Bedeutung sein könnte. Sicherlich kommt der Verschleppung von juvenilen Tieren im Gefieder von Wasservögeln größeres Gewicht zu.

Die Verweildauer im Darm bestimmt den Verbreitungsradius. Die gefundenen Zeiten liegen zwischen 30 Minuten und 2,5 Stunden und schränken die Wahrscheinlichkeit der Verschleppung weiterhin ein. Zudem liegen keine Beobachtungen vor, ob freilebende Enten Schneckenlaich fressen. (Hier ist erwähnenswert, daß das Versuchstier die Laiche, die mit dem Futter gegeben wurden, offensichtlich gezielt

heraussuchte und dann erst das Mischfutter annahm.) Die Durchgangsraten aufgenommener Laiche könnten bei freilebenden Enten mit natürlichem Nahrungsangebot aber durchaus größer sein. Dies sollte besonders für mehr fleichfressende Enten gelten. Da bei diesen Tieren der Gritgehalt des Muskelmagens kleiner und zudem bei weicherer Nahrung die Bewegungen des Muskelmagens mit niedrigerer Frequenz und bei schwächerem Druck ablaufen (MANGOLD 1950), ist die Gefahr des Zerreißens für die Laichkapsel weniger groß. Die pepsin-unverdaulichen Muzinlagen der Laichkapsel und der hohe Calciumgehalt der Gallerte könnten dann eine höhere Durchgangsrate gewährleisten.

Embryonen von *Planorbis corneus* werden von gewissen Trichopterenlarven gefressen (HYMAN 1967). Das Rädertierchen *Proales gigantea* Gl. und manche Halipliden sind Fraßfeinde von *Lymnaea*-Embryonen (NEKRASSOW 1929). Dazu kommt nun als weiteres Beispiel, daß auch für Enten die Gallerte nicht als Fraßschutz angesehen werden kann. Sie stellt aber einen, wenn auch geringen Schutz gegen Verdauung dar.

5.4. Die Gallerte als Schutz vor Bakterien und Pilzen

5.4.1. Methodik

Für die Bestimmung einer möglichen antibiotischen Wirksamkeit der Gallerte wurde der Diffusionstest (in der Ausführung als Lochtest) angewendet (RAUEN 1964). Die Gallerte wurde auf folgende Weise gewonnen: an einem Ende des Laichs war die Laichkapsel durch vorsichtiges Abflammen steril gemacht worden. Dann wurde mit einer Kanüle eingestochen und über eine Saugpumpe die Gallerte abgesogen.

Der Pilz *Saprolegnia* wurde in Anreicherungskulturen auf getöteten *Calliphorae* in Leitungswasser gezüchtet (SCHLEGEL 1969).

5.4.2. Ergebnisse und Diskussion

An vier Bakterienarten wurde die Gallerte auf ihre antibiotische Wirksamkeit getestet: *Escherichia coli* (Migula), *Pseudomonas fluorescens* Migula, *Aeromonas hydrophila* (Chester) und *Serratia marcescens* Bizio. Bei allen Keimen verlief der Test negativ.

Der Wasserpilz *Saprolegnia spec.* befällt die Eigelege von *Lymnaea*, wenn die Embryonen durch Hitze abgetötet werden. In der ersten Versuchsreihe wurden Laiche einzeln in Boverischalen mit *saprolegnia*-infiziertem Wasser gebracht, und zwar 15 frisch abgelegte, unbehandelte Laiche, 9 Laiche, die sich zuvor 3 Minuten in Wasser von 100° C befunden hatten, und 6 Laiche, die 2 Tage luftgetrocknet worden waren. (Die Embryonen der letzten beiden Gruppen waren nicht mehr entwicklungsfähig.) Nach 10 Tagen waren 7 von den 9 Laichen, die dem Hitzeschock ausgesetzt gewesen waren, mit einem dichten, weißen Pilzmyzel überwuchert. Laiche der beiden anderen Gruppen waren nicht sichtbar befallen.

Gallertlose Eier konnten ebenfalls nur nach Temperaturbehandlung infiziert werden.

Diese Befunde wurden in einem zweiten Versuch mit je 10 Gelegen in jeder Gruppe bestätigt. Lediglich in der Gruppe mit Temperaturbehandlung waren nach 4 Tagen 8 Laiche dicht überwachsen.

Schließlich wurden 6 unbehandelte und 6 durch Hitze abgetötete Eigelege gemeinsam in infiziertes Wasser gebracht. Wieder zeigte sich nach 4-5 Tagen dichter *Saprolegnia*-Befall nur auf den abgetöteten Gelegen. Die Em-

bryonen der nicht behandelten Gruppe entwickelten sich normal.

Pseudomonas fluorescens und *Aeromonas hydrophila* schienen als Testkeime geeignet, sind sie doch im Wasser häufig vertreten. Die Prüfung weiterer Bakterienarten ist notwendig, um eine bakterizide (oder bakteriostatische) Wirkung der Gallerte bejahen oder verneinen zu können.

Saprolegnia lebt auf faulenden Pflanzen und Insektenleichen, befällt aber auch lebende Fische und deren Eier (RIPPEL-BALDES 1952). Der Befund, daß nur hitzegetötete, nicht aber durch Trocknung abgetötete Laiche (und Eier) befallen werden, deutet auf eine temperaturempfindliche Substanz, deren Wirksamkeit nicht von der Lebensfähigkeit der Embryonen abhängig ist.

Zusammenfassung

1. Die Süßwasserschnecke *Lymnaea stagnalis* (L.) stellt bei Wassertemperaturen von weniger als 13° C die Laichproduktion ein. Temperaturerhöhungen bis 19° C bewirken eine Steigerung der Laichablage. Zwischen 19 und 24° C bleibt die Laichproduktion konstant. Bei Temperaturen von 26 und 27° C tritt eine überdurchschnittlich hohe Mortalität auf.
2. Der jährliche Rhythmus der Laichablage wird vorwiegend photoperiodisch bestimmt. Die Laichperiode wird im Labor, auch bei günstigen Temperaturen (22° C), im Herbst unterbrochen, nicht jedoch unter Langtagbedingungen (16/8 LD, 22° C). Kurztag (8/16 LD) während der natürlichen Fortpflanzungszeit bewirkt eine Reduzierung der Laichablage und überdurchschnittlich hohe Sterblichkeit.

Die Dormanz frisch gesammelter Tiere kann im Herbst und Winter durch 16/8 oder 12/12 Hell-Dunkel-Wechsel und durch Dauerlicht gebrochen werden. Die erste Laichablage erfolgt - unabhängig von der gewählten Beleuchtungsdauer - nach 10 bis 14 Tagen. Tiere, die ohne künstliche Beleuchtung bei 18 bis 22° C gehalten werden, gelangen nicht zur Fortpflanzung.

Verlängerung der täglichen Lichtdauer von 12 auf 16 Stunden führt nicht zu einer Erhöhung der Laichproduktion, Verkürzung der täglichen Lichtdauer von 16 auf 12 Stunden dagegen bringt eine Verringerung der Produktion.

Die Möglichkeit einer imaginalen, von der Beleuchtungsdauer abhängigen Diapause wird diskutiert.

3. Die Laichproduktion ist nicht abhängig von der Körpergröße. Laichgröße, Eigröße und Eizahlen pro Laich sind mit der Körpergröße der Tiere positiv korreliert. Tiere unterschiedlicher Größe zeigen ein ähnliches Muster täglich wechselnder Laichzahlen.
4. Zwischen der Zahl der täglich von einer Versuchstier-

gruppe produzierten Laiche und der Höhe des gleichzeitig herrschenden Luftdrucks besteht eine korrelative Verknüpfung. Während der natürlichen Fortpflanzungszeit sind lunarperiodische Änderungen der Korrelation nachzuweisen: um die Zeit des Neumondes besteht signifikant positive ($2p = 0,001$), um die Zeit des Vollmondes signifikant negative Korrelation ($2p = 0,01$). Während der Quadraturen kann eine Korrelation nicht gesichert werden.

Während der eigentlichen Fortpflanzungsruhe können positive und negative Korrelationen auftreten, eine Lunarperiodizität ist aus den vorhandenen Daten nicht nachzuweisen.

Die Methode der Auswertung der Meßdaten wird ausführlich beschrieben und die mögliche Wirkung eines luftdruck-korrelierten geophysikalischen Faktors diskutiert.

5. Zur Frage der biologischen Bedeutung der Laichgallerte werden Messungen über die Austrocknungsresistenz der Eigelege durchgeführt. Es wird festgestellt, daß bei Luftexposition (44-49 % rel. Feuchte, 22-24° C) über 8 Stunden die Wasserabgabe vorwiegend auf die Gallert-hülle beschränkt wird, während der Wasserverlust der Eier bei 20-30 % des Frischgewichtes konstant gehalten wird. Danach wird innerhalb von 2 Stunden sowohl für die Gallerthülle als auch die Eier das Trockengewicht erreicht. Diese Befunde und die Entwicklungsfähigkeit luftexponierter Laiche werden als Schutzfunktion der Gallerthülle vor Austrocknung im Freiland zu deuten versucht.

Nach Verfütterung von Eigelegen an eine Ente wird die Dauer der Darmpassage, die Durchgangsrates und die Entwicklungsfähigkeit der ausgeschiedenen Eier gemessen. Ihre Bedeutung für die intraintestinale Verschleppung von Süßwasserschnecken wird diskutiert.

Im Diffusionstest wird nach einer bakteriziden Wirkung der Laichgallerte gegenüber einigen Wasserbakterienarten gesucht. Für die verwendeten Testkeime (Pseudo-

monas fluorescens, Aeromonas hydrophila, Serratia marcescens und Escherichia coli werden negative Befunde erhalten.

Der Wasserpilz Saprolegnia spec. befällt abgetötete Laiche, nicht jedoch solche mit lebenden Embryonen.

Anhang

Die folgenden Computerzeichnungen geben die Werte für die tägliche Laichproduktion und für den gleichzeitig herrschenden mittleren Luftdruck wieder, und zwar für die Versuche 1 und 4 bis 11. Die Daten für die Versuche 2 und 3 sind aus Abb. 12 und 13 zu ersehen.

Versuchsbezeichnung und Versuchszeit sind eingezeichnet. Abszisse: Zeitachse. Die Breite einer Säule repräsentiert die Dauer eines Tages.

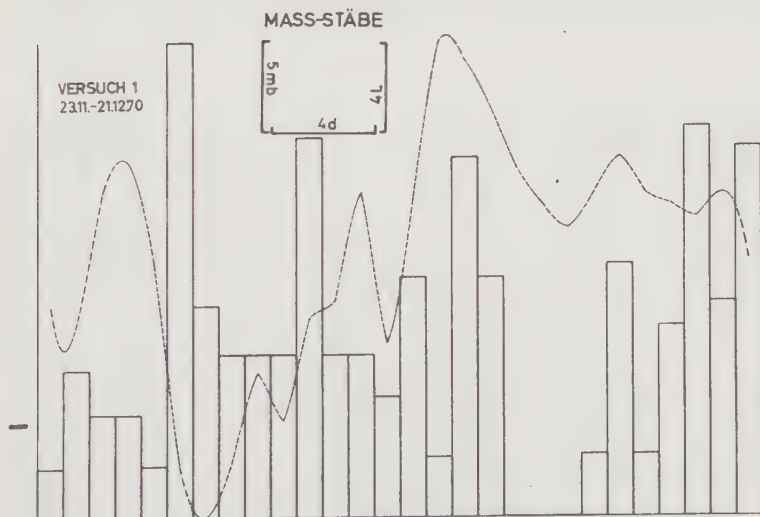
Ordinate: Luftdruck in mb, gestrichelte Kurve.

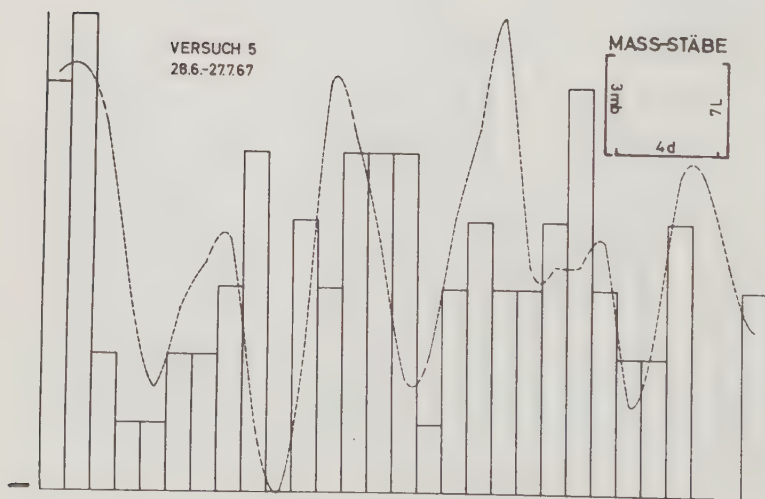
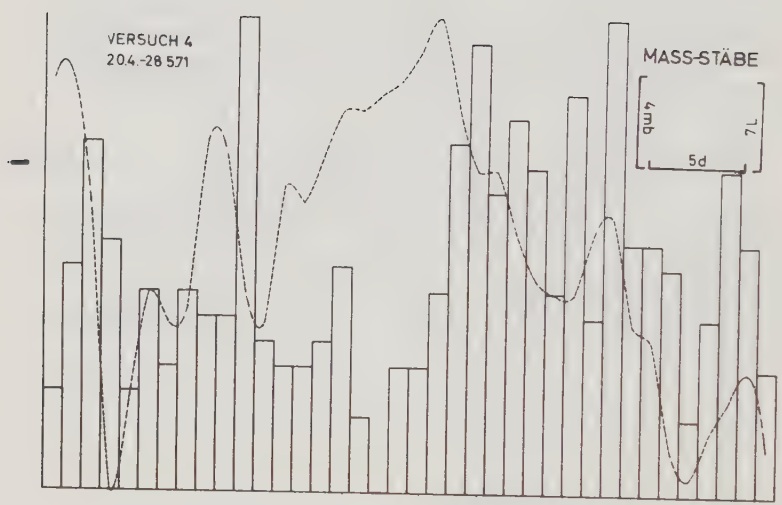
Histogramm: tägliche Laichproduktion, ausgedrückt als 100 mal Laich pro Tier und Tag.

Zum Ablesen der Absolutwerte wurden Maßstäbe eingezeichnet. (Verwendete Abkürzungen: d = Tag, L = Laichproduktion, mb = Luftdruck)

Die Markierung links vor den Zeichnungen weist auf den Ordinatenwert für 950 mb.

Für die Laichproduktion gilt die Basis des Histogramms als Null-Linie.





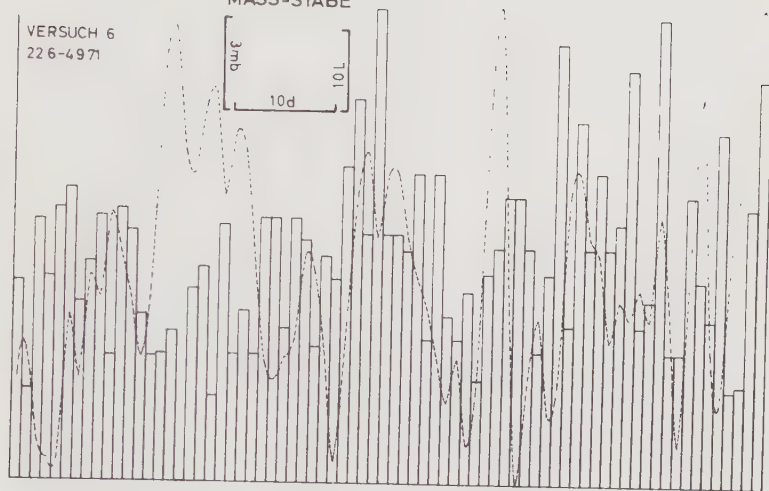
VERSUCH 6
22.6-49.71

MASS-STÄBE

3mb

10d

10l



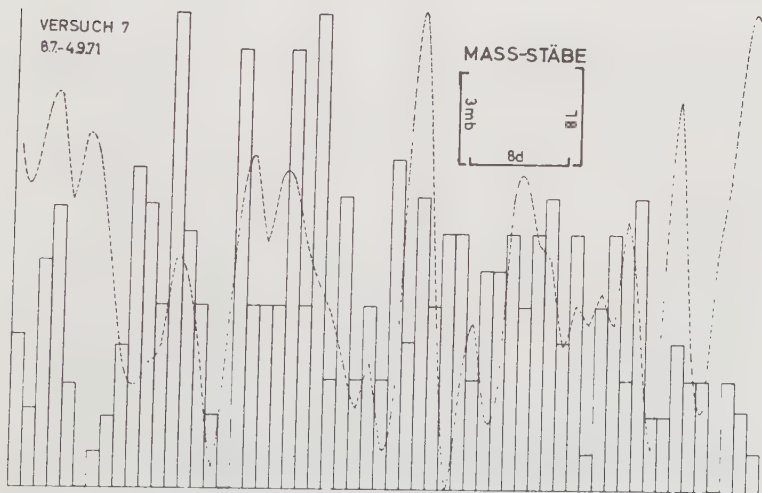
VERSUCH 7
8.7-49.71

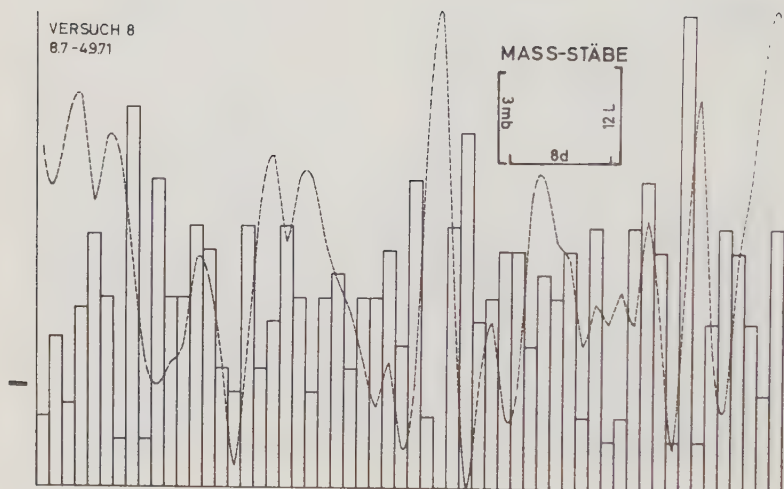
MASS-STÄBE

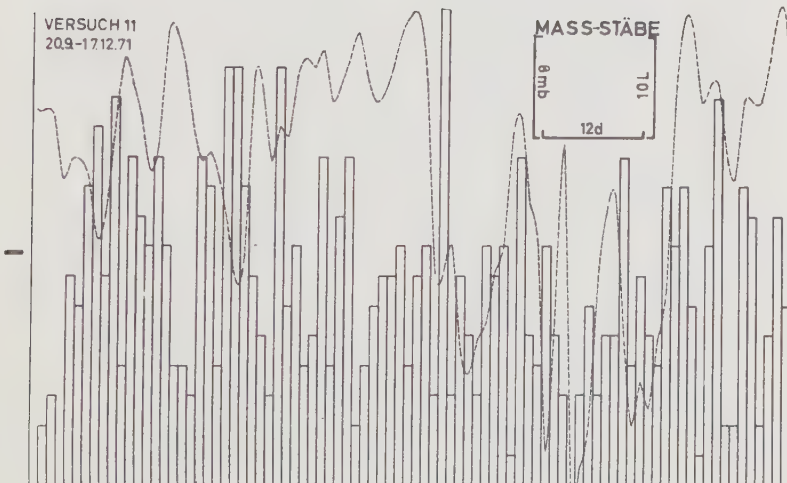
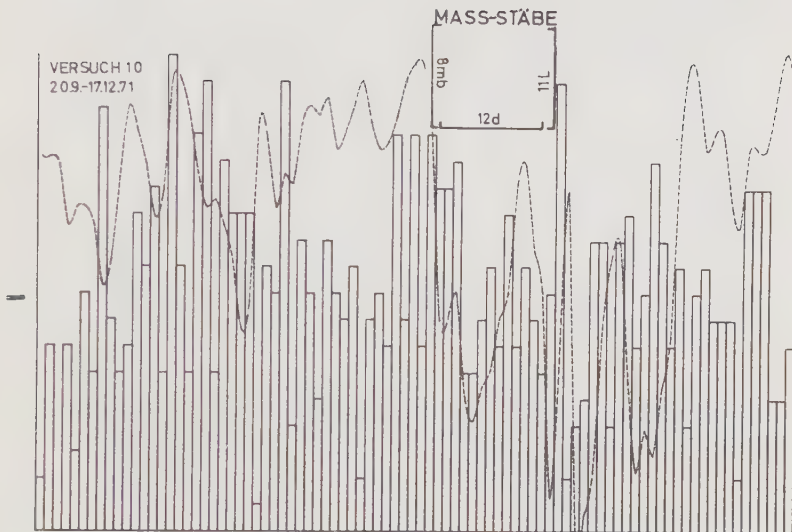
3mb

8d

18







LITERATURVERZEICHNIS

- ALSTERBERG, G.: Wichtige Züge in der Biologie der Süßwassergastropoden. Lund 1930.
- ALTMAN, G.W. und U. WARNKE (1971): Einfluß unipolar geladener Luftionen auf die motorische Aktivität der Honigbienen. *Apidologie*, 2(4), 306-317.
- ANDERSEN, G.W. (1923): Enquête et recherches sur la Bilharziose en Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur Tunis* 3, 3-21.
- BAGGE, E. und O. BINDER (1959): Eine lunare Intensitätsschwankung der kosmischen Strahlung und ihr Ursprung. *Naturwiss.* 46, 424.
- BARBIERI, F. und G. RAISMAN (1969): Non-gametic factors involved in the fertilization of *Bufo arenarum* oocytes. *Embryologia* 10, 3/4, 363-372.
- BARNWELL, F.H. and F.A. BROWN, Jr. (1962): Correspondence of maximum response of snails to magnetism with the strength of geomagnetism. *Biol. Bull.* 123, 488.
- BARNWELL, F.H. (1963): Observations on daily and tidal rhythms in some fiddler crabs from Equatorial Brazil. *Biol. Bull.* 125, 399-415.
- BARTELS, J. (1962): Zur Vorgeschichte der Weltraumforschung. *Naturwiss.* 49, 313-323.
- (1963): Behauptete Einflüsse des Mondes auf die erdmagnetische Unruhe und ihr statistischer Hintergrund. *Naturwiss.* 50, 592.
- (1963): Statistische Hintergründe für geophysikalische Synchronisierungsversuche und Kritik an behaupteten Mondeinflüssen auf die erdmagnetische Aktivität. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, 2. Math-Phys. Kl.* 23, 333-356.
- BECK, S.D.: *Insect Photoperiodism*. Academic Press, New York-London 1968.
- BECKER, B. (1963): Ruheeinstellung nach der Himmelsrichtung, eine Magnetfeldorientierung bei Termiten. *Naturwiss.* 50, 455.
- (1963): Magnetfeldorientierung von Dipteren. *Naturwiss.* 50, 664.
- und U. SPECK (1964): Untersuchung über die Magnetfeldorientierung von Dipteren. *Z. Vergl. Physiol.* 49, 301-340.
- (1965): Zur Magnetfeldorientierung von Dipteren. *Z. Vergl. Physiol.* 51, 135-150.
- BECKER, U. (1955): Ein Zusammenhang zwischen der Fällung von Wismutoxychlorid (anorganischer Test von Piccardi) und der Sonnentätigkeit. *Arch. Met. Geoph. Biokl.* B6, 511-516.
- BENNET, M.F., J. SHRINER und R.A. BROWN (1957): Persistent tidal cycles of motor spontaneous activity in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Biol. Bull.* 112/3, 267-275.
- BENNET, M.F. (1968): Persistent seasonal variations in the diurnal cycle of earthworms. *Z. Vergl. Zool.* 60, 34-40.

- BENNET, M.F. and J. HUGUENIN (1969): Geomagnetic effects on a circadian difference in reaction times in earthworms. *Z. Vergl. Physiol.* 63, 440-445.
- BIRUKOW, G. (1962): Tages- und Lunarperiodizität bei der Aktivität des Kornkäfers *Calandra granaria*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 56, 268-275.
- (1964a): Über den Einfluß barometrischer Luftdruckschwankungen auf die Phototaxis des Kornkäfers *Calandra*. *Nachr. d. Akad. Wiss. Göttingen* 2. Math.-Phys. Kl. 18, 247-254.
- (1964b): Einfluß barometrischer Luftdruckschwankungen auf die negative Phototaxis des Kornkäfers *Calandra granaria* L. *Naturwiss.* 51, 394-395.
- (1964c): Aktivitäts- und Orientierungsrhythmus beim Kornkäfer *Calandra granaria* L. *Z. Tierpsych.* 21, 279-301.
- BLUME, J., E. BÜNNING und D. MÜLLER (1962): Periodenanalyse von Aktivitätsrhythmen bei *Carcinus maenas*. *Biol. Zb.* 81, 569-573.
- BOETTGER, C.R.: Basommatophora, in: Grimpe-Wagler, Hrsgb., *Tiere der Nord- und Ostsee*. IX b, 1944.
- BORTELS, H. (1951): Beziehungen zwischen Witterungsablauf, physikalisch-chemischen Reaktionen, biologischem Geschehen und Sonnenaktivität. Unter besonderer Berücksichtigung einiger mikrobiologischer Versuchsergebnisse. *Naturwiss.* 38, 165-176.
- (1954): Zwei einfache Modelle meteorobiologischer Reaktion und ihre Beziehungen zu Luftdruckänderungen und zur Solaraktivität. *Arch. Met. Geophys. Bioklim.* (B)5, 234-257.
- BÄRÄUNINGER, H.D. (1964): Über den Einfluß meteorologischer Faktoren auf die Entfernungsweisung im Tanz der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 48, 1-130.
- BRETTSCHEIDER, L.H. (1948a): The mechanism of oviposition in *Limnea stagnalis*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* 51, 5, 616-626.
- (1948b): Insemination in *Limnea stagnalis*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* 51, 3, 358-362.
- BREZOWSKY, H. (1965): Über die Beeinflussung der Samenkeimung durch atmosphärische Vorgänge. *Arch. Met. Geophys. Bioklim.* (B)13, 521-530.
- BRÖNN, H.G.: *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Bd. III, 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1928.
- BROWN, F.A., Jr. (1954): Persistent activity rhythms in the Oyster. *Amer. J. Physiol.* 178, 510-514.
- (1956): *Studies of the timing mechanism of daily, tidal and lunar periodicities in organisms. Perspectives in marine biology.* Edited by A.A. Buzatti-Traverso.
- (1957): Response of a living organism, under "constant conditions" including pressure, to a barometric-pressure-correlated, cyclic, external variable. *Biol. Bull.* 112, 288-304.

- (1958): An exogenous reference-clock for persistent, temperature-independent, labile, biological rhythm, Biol. Bull. 115, 81-100.
- (1962): Responses of the planarian, Dugesia, and the protozoon, Paramecium, to very weak, horizontal magnetic fields. Biol. Bull. 123, 264.
- (1962): Responses of the planarian, Dugesia, to very weak horizontal electrostatic fields. Biol. Bull. 123, 282.
- (1963): An orientational response to weak gamma radiation. Biol. Bull. 125, 206-225.
- (1971): Some orientational influences of nonvisual terrestrial electromagnetic fields. Ann. New York Acad. Sci. 188, 224-241.
- (1972): The "clocks" timing biological rhythms. Amer. Scientist, Vol. 60, 756-766.
- and F.H. BARNWELL (1960): Magnetic field strength and organismic orientation. Biol. Bull. 119, 306.
- M.F. BENNET and W.J. BRETT (1959): Effects of imposed magnetic fields in modifying snails orientation. Biol. Bull. 117, 406.
- M.F. BENNET and H.M. WEBB (1954): Persistent daily and tidal rhythms of O_2 -consumption in fiddler crabs. J. Cell. Cop. Physiol. 44, 477-505.
- M.F. BENNET, H.M. WEBB and Chl. RALPH (1956): Persistent daily, monthly and 27-day-cycles of activity in the oyster and quahog. J. Exp. Zool. 131, 231-262.
- W.J. BRETT and H.M. WEBB (1958): The rhythmic nature of metabolism in Ilyanassa in constant conditions Biol. Bull. 115, 345.
- and C.S. CHOW (1973): Interorganismic and environmental influence through extremely weak electromagnetic fields. Biol. Bull. 144, 437-461.
- et al. (1953): Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab, Uca pugnax. J. Exp. Zool. 123, 29-60.
- et al. (1955): Evidence for an exogenous contribution to persistent diurnal and lunar rhythmicity under so-called constant conditions. Biol. Bull. 109, 238-254.
- et al. (1955): Persistent rhythm in O_2 -consumption in potatoes, carrots and the seaweed Fucus. Plant. Physiol. 30, 280-292.
- and Y.H. PARK (1964): Seasonal variations in sign and strength of gamma-taxis in planarians. Nature 202, 469-471.
- and Y.H. PARK (1967): Synodic monthly modulation of the diurnal rhythm of the hamsters. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 125, 712-715.
- Y.H. PARK and J.R. ZENO (1966): Diurnal variations in organismic response to very weak gamma radiation. Nature 211, 830-833.

- J. SHRINER and Chl. RALPH (1956): Solar and lunar rhythmicity in the rat in "constant conditions" and the mechanism of physiological time measurement. *Am. J. Physiol.* 184, 491-496.
- , J. SHRINER and H.M. WEBB (1957): Similarities between daily fluctuations in background radiation and O_2 -consumption in the living organism. *Biol. Bull.* 113, 103-111.
- and E.D. TERRACINI (1959): Exogenous timing of rat spontaneous activity periods. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 101, 457.
- BROWN, F.A. and H.M. WEBB (1948): Temperature relations of an exogenous daily rhythmicity in the fiddler crab, *Uca*. *Physiol. Zool.* 21, 371-381.
- H.M. WEBB (1968): Some temporal and geographic relations of snail response to very weak gamma radiation. *Physiol. Zool.* Vol. 41, 385-400.
- H.M. WEBB and F.H. BARNWELL (1964): A compass directional phenomenon in mud-snails and its relation to magnetism. *Biol. Bull.* 127, 206.
- H.M. WEBB and M.F. BENNET (1958): Comparisons of some fluctuations in cosmic radiation and organismic activity during 1954, 1955 and 1956. *Am. J. Physiol.* 195, 237.
- H.M. WEBB, M.F. BENNET and F.H. BARNWELL (1959): A diurnal rhythm in response of the snail *Ilyanassa* to imposed magnetic fields. *Biol. Bull.* 117, 405-406.
- H.M. WEBB and W.J. BRETT (1959): Exogenous timing of solar and lunar periodism in metabolism of the mud-snail *Ilyanassa* (= *Nassarius*) obsoleta in laboratory constant conditions. *Gunma J. Med. Sci.* 8, 233.
- H.M. WEBB and W.J. BRETT (1960): Magnetic response of an organism and its lunar relationship. *Biol. Bull.* 118, 382-392.
- H.M. WEBB and L.G. JOHNSON (1962): Orientational responses in organism effected by very small alterations in gamma (Cs^{137}) radiation. *Biol. Bull.* 123, 488-489.
- H.M. WEBB and E.J. MACEY (1957): Lag-lead correlations of barometric pressure and biological activity. *Biol. Bull.* 113, 112-118.
- BÜNNING, E. und D. MÜLLER (1961): Wie messen Organismen lunare Zyklen? *Z. Naturforsch.* 16, 391-395.
- BÜNNING, E.: *Die physiologische Uhr*. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 2. Auflage. 1963.
- BURKARD, O. (1955): Einige statistische Versuche zur Piccardischen Fällungsreaktion. *Arch. Met. Geoph. Biokl. B6*, 506-510.
- CATTEL, M. (1936): The physiological effect of pressure. *Biol. Rev.* 11, 441-476.
- CHAPMAN, S. and R.S. LINDZEN: *Atmospheric Tides*. Dordrecht-Holland 1970.

- (1957): The lunar and solar daily variations of horizontal geomagnetic vector at Greenwich 1848-1913. Abhandl. Akad. Wiss. Math.-Phys. Kl. Sonderheft 3, Göttingen.
- CHEATUM, E.P. (1951): Effect of temperature change upon egg production in *Lymnaea palustris* (Müller). Fld. Lab. 19, 84-85.
- COROLI, G. und J. PICHOTKA (1954): Weitere Untersuchungen zur Beziehung zwischen Blutgerinnung und Wetter. Arch. Meteorol. Geophys. Bioklim. B 5, 403-412.
- DE WITT, R.M. and W.C. SLOANE (1960): The initiation of oviposition in freshwater snails. Anat. Rec. 137, 349.
- DOWSE, H.B. and J. D. PALMER (1969): Entrainment of circadian activity rhythms in mice by electrostatic fields. Nature 222, 564-566.
- DRESLER, A. (1941): Die subjektive Photometrie farbiger Lichter. Naturwiss. 29, 225-236.
- DRONIA, H. (1967): Der Einfluß des Mondes auf die Witterung. Meteorolog. Abh. Inst. für Meteorologie und Geophysik der Freien Univers. Berlin.
- ENGELHARDT, W.: Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher. Franckh, Stuttgart 1962.
- FINGERMAN, M. (1955): Persistent daily and tidal rhythms in colorchange in *Callinectes sapidus*. Biol. Bull. 109, 255-264.
- FLASCHENTRÄGER, B. und E. LEHNARTZ: Physiologische Chemie. Bd. II, 2c. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1959.
- FRÖMMING, E.: Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. Berlin 1956.
- GIESE, A.C., Hrsg.: Photophysiology : Vol. II. Academic Press, New York-London 1964.
- GUYSELMANN, J.B. (1957): Solar and lunar rhythms of locomotor activity in the crayfish. Physiol. Zool. 30, 70-87.
- HAINE, E. (1967): Nehmen luftelektrische Faktoren Einfluß auf die Aktivitätswechsel kleiner Insekten, insbesondere auf die Häutungs- und Reproduktionszahl von Blattläusen. Forschungsbericht des Landes Nordrhein-Westfalen. Nr. 974.
- HAUENSCHILD, C. (1954): Über das lunarperiodische Schwärmen von *Platynereis Dumerilii* in Laboratoriumszuchten. Naturwiss. 41, 556.
- (1955): Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis Dumerilii*. Z. Naturforsch. 10b, 658-622.
- (1956): Neue experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lunarperiodizität. Photoperiodizität als Ursache des lunaren Schwärmerhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis Dumerilii*. Naturwiss. 43, 361-363.
- (1960): Lunar Periodicity. Cold Harb. Symp. quant. Biol. 25, 491-497.

- HAURWITZ, H. and S. CHAPMAN (1967): Lunar air tide. Nature (London) 213, 9-13.
- HAYDEN, P. and R.G. LINDBERG (1969): Circadian rhythm in mammalian body temperature entrained by cyclic pressure changes. Science, 164, 1288-1289.
- HYMANN, L.H.: The invertebrates. Vol. VI, Mollusca I. New York 1967.
- HECKERT, H. (1961): Lunationsrhythmen des menschlichen Organismus. Probl. Biokl. 7, Akad. Verlagsges. Leipzig.
- HIMSTEDT, W. (1973): Die spektrale Empfindlichkeit von Urodelen in Abhängigkeit von Metamorphose, Jahreszeit und Lebensraum. Zool. Jh. Physiol. 77, 246-274.
- HODGE, C.F. (1897): Experiments on the physiology of alkohol, made under the auspices of the committee of fifty. Pop. Sci. Monthly 50, 798-812.
- JACOBS, W. (1935): Das Schweben der Wasserorganismen. Erg. d. Biol. 11, 131-218.
- : Fliegen-Schwimmen-Schweben. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1954.
- JENNER, C.E.: Photoperiodism in the freshwater pulmonate Lymnaea palustris. Thesis, Harvard University 1951.
- JOSSEE, J. (1964): Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of Lymnaea stagnalis L. Arch. Néerl. Zool. 16, 1-103.
- JURA, Cz. and J.C. GEORGE (1958): Observations on the jelly mass of the eggs of three molluscs, Succinea putris, Lymnaea stagnalis and Planorbis corneus, with special reference to metachromasia. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C 61.
- KORSCHULT, E. and HEIDER: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Bd. I und II. Fischer, Jena 1936.
- KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1965.
- LAMPERT, K.: Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1910.
- LANG, H.J. (1964): Über lunarperiodische Schwankungen der Farbempfindlichkeit beim Guppy (Lebistes reticulatus). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 58, 379-386.
- (1965): Übereinstimmung im Verlauf lunarer Rhythmen bei verschiedenartigen biologischen Vorgängen. Naturwiss. 52, 401.
- (1967): Über das Lichttrückenverhalten des Guppy (Lebistes reticulatus) in farbigen und farblosen Lichtern. Z. Vergl. Physiol. 56, 296-340.
- (1969): Neue Befunde über lunarperiodische Schwankungen der Farbempfindlichkeit beim Guppy (Lebistes reticulatus) Verh. Dtsch. Zool. Ges. 62, 291-298.
- (1972): Korrelation und Kausalität bei lunaren Rhythmen in Biologie und Geophysik. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. 30-34.
- LINDAUER, M. and H. MARTIN (1968): Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluß des Erdmagnetfeldes. Z. Vergl. Physiol. 60, 219-243.

- LINDZEN, R.S. (1967): Lunar-diurnal atmospheric tide. *Nature* 215, 1260.
- LOMBARD, W.P. (1887): The variations of the normal knee-jerk and their relation to the activity of the central nervous system. *Am. J. Psychiol.* 1, 5-71.
- (1892): Some of the influences which affect the power of voluntary contractions. *J. Phys.* 13 1-58.
- LÖFFLER, H. (1962): Vogelzug und Crustaceenverbreitung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 57, 311-316.
- und LEIBETSEDER, (1966): Daten zur Dauer des Darmdurchgangs bei Vögeln. *Zool. Anz.* 177, 334-340.
- MANGOLD, E.: Die Verdauung bei den Nutztieren. *Akad. Verlag, Berlin* 1950.
- MAY, E. und G. BIRUKOW (1966): Lunarperiodische Schwankungen des Lichtpräferendums bei der Bachplanarie. *Naturwiss.* 53, 182.
- MORGAN, E., A. NELSON-SMITH and W.W. KNIGHT-JONES (1964): Response of *Nymphon gracile* (Pycnogonida) to pressure cycles of tidal frequency. *J. Exp. Biol.* 41, 825-836.
- MÜLLER, H.J. (1964): Autökologie terrestrischer Wirbelloser. *Der Faktor Licht. Fortschr. Zool.* 16, 500-523.
- NAYLOR, E. (1958): Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas*. *J. Exp. Bio.* 35/3, 602-610.
- NEEDHAM, J.: *Chemical Embryology*, Bd. I. *Cambridge* 1931.
- NEKRASSOW, A.D. (1929): Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 13, 1-35.
- NEUMANN, D. (1963): Über die Steuerung der lunaren Schwärmerperiodik der Mücke *Clunio marinum*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 56, 275-278.
- (1966): Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio*. *Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik, Z. Vergl. Physiol.* 53, 1-61.
- (1968): Die Steuerung einer semilunaren Schlüpfperiodik mit Hilfe eines künstlichen Gezeitenzyklus. *Z. Vergl. Physiol.* 60, 63-78.
- NEUWIRTH, R. und K. HUMMEL (1954): Wettereinflüsse auf das Lichtstreuverhalten von kolloidalen Lösungen (Polyvinylpyrrolidon) *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklim.* B5, 388-402.
- NIETHAMMER, G. (1953): Zum Transport von Süßwassertieren durch Vögel. *Zool. Anz.* 151, 41-42.
- PFLÜGER, W. (1973): Die Sanduhrsteuerung der gezeitensynchronen Schlüpfrythmik der Mücke *Clunio marinus* im arktischen Mittsommer. *Oecologia (Berl.)* 11, 113-150.
- PICCARDI, G. (1955): Über einen Zusammenhang zwischen atmosphärischen und kosmischen Phänomenen und physikalisch-chemischen Prozessen. *Arch. Met. Geophys. Bioklim.* B 6 486-505.

- PRECHT, H. (1936): Zur Kopulation und Eiablage einiger Planorbiden. Zool. Anz. 115, 80-89.
- PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN und H. HENSEL: Temperatur und Leben. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955.
- PRECHT, I. (1967): Untersuchungen über Diapause, Leistungsadaptation und Temperaturrestistenz einiger Insekten und Schnecken. Z. Wiss. Zool. 176, 122-172.
- REITER, R. (1954): Schmerzempfindlichkeit und Wetter. Arch. Meteorol. Geophys. Bioklim. B5, 112-113.
- RENSING, L.: Biologische Rhythmen und Regulation. Fischer, Stuttgart, 1973.
- RIPPEL-BALDES, A.: Grundriß der Mikrobiologie. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952.
- RÖSELER, I. (1970): Rhythmik der Chromatophoren des Polychaeten *Platynereis Dumerilii*. Z. Vergl. Physiol. 70, 144-174.
- RUDDER, B.: Grundriß einer Meteorobiologie des Menschen. Berlin 3. Auflage 1952.
- RUSSEL-HUNTER, W.D., M.L. APLEY and R.D. HUNTER (1972): Early life-history of *Melampus* and the significance of semilunar synchrony. Biol. Bull. 143, 623-656.
- RUSSEL-HUNTER, W.D., M.L. APLEY and R.D. HUNTER (1970): Semilunar and other factors influencing hatching from egg-masses of *Melampus bidentatus* in the field and in the laboratory. Biol. Bull. 139, 434.
- SANDEEN, M.I., G.L. STEPHENS and F.A. BROWN, Jr. (1954): Persistent daily and tidal rhythm of oxygen consumption in two species of marine snails. Physiol. Zool. 27, 350-356.
- SCHLEGEL, H.G.: Allgemeine Mikrobiologie. Thieme, Stuttgart 1969.
- SCHNEIDER, F. (1963): Ultraoptische Orientierung des Maikäfers (*Melolontha vulgaris*) in künstlichen elektrischen und magnetischen Feldern. Ergeb. Biol. 26, 147-157.
- SCHUA, L. (1952): Untersuchungen über den Einfluß meteorobiologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbiene (*Apis mellifica*) Z. Vergl. Physiol. 34, 258-277.
- SCHWERDFEGER, F.: Autökologie, Parey, Hamburg-Berlin 1963.
- SOLLBERGER, A.: Biological rhythm research. Elsevier, Amsterdam-London-New York 1965.
- STEEN, W.J. van der, (1966): Atmospheric air pressure and egg production of *Lymnaea stagnalis* under laboratory conditions. Malacol. 5, 49.
- (1967): The influence of environmental factors on the oviposition of *Lymnaea stagnalis* (L.) under laboratory conditions. Arch. Neerl. Zool. XVII, 4, 403-468.
- (1970): Periodic oviposition in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*: A new type of endogenous rhythm. Acta. Biotheoretica, Vol. XIX, 2, 87-93.

- STEUER, A.: Planktonkunde. Leipzig-Berlin 1910.
- STEWART, C.C. (1898): Variations in daily activity produced by alcohol and by change in barometric pressure and diet, with a description of recording methods. *Am. J. Physiol.* 1, 40-56.
- THIENEMANN, A.: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Stuttgart 1950.
- TRUCHAN, L.C., S.D. BOYER (1972): Barometric pressure correlations with "spontaneous" motor activity of albino mice, *Mus musculus*. *Physiol. Zool.* 204-214.
- VOGT, H. (1970): Zwei Jahre Registrierungen des luftelektrischen Potentialgradienten. *Meteorol. Abhdl.* 89, 3, 1-69.
- VIVENOT, R.V. (1860): Über den Einfluß des veränderten Luftdrucks auf den menschlichen Organismus. *Virchows Arch.* 19, 492-522.
- WEBB, H.M. and F.A. BROWN (1965): Interactions of diurnal and tidal rhythm in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Biol. Bull.* 129, 582-591.
- WESENBERG-LUND, C.: Biologie der Süßwassertiere. Springer, Wien 1939.
- WEVER, R. (1967): Einflüsse elektrischer Felder auf die circadiane Periodik des Menschen. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, II. Math.-Phys. Kl.* 10.
- WILLIAMS, B.G. and E. NAYLOR (1960): Synchronisation of the locomotor tidal rhythm of *Carcinus*. *J. Exp. Biol.* 51, 715-725.
- WILTSCHKO, W. und R. (1972): Magnetic compass of European Robins. *Science* 176, 62-64.
- (1972): Einige Parameter des Magnetkompasses der Rotkehlchen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 64, 281-285.
- WOLFSON, A.: Animal photoperiodism, in: GIESE, A.C., Hrsg., *Photophysiology*. Vol. II. Academic Press, New York-London 1964.
- WURLITZER, G. (1958): Das Verhalten des Luftdrucks am Boden bei Schwankungen der erdmagnetischen Aktivität. *Meteorol. Abhdlg.* 7, 2, 1-45.

Lebenslauf

Am 30.7.1938 wurde ich in Bamberg als Sohn des Realschullehrers Roman Antoni und seiner Ehefrau Barbara geboren. Nach dem Besuch der Volksschule Wallenfels/Obfr. von 1945 bis 1949 wurde ich in die Oberrealschule Bamberg aufgenommen. Ab 1954 war ich bis zum Abitur 1958 an der Oberrealschule Kronach/Obfr. Anschließend begann ich an der Universität München mit dem Studium der Tiermedizin. Ich legte 1960 das Vorphysikum und 1961 das Physikum ab. 1962/63 wechselte ich zur Zoologie. 1967 erhielt ich von Herrn Prof. Dr. W. Engelhardt das Thema meiner Dissertation. Von 1967 bis 1973 war ich als wissenschaftliche Hilfskraft am Zoologischen Institut München in den Zoologischen Übungen für Anfänger, in den Bestimmungsübungen an einheimischen Tieren, in den Kursen für Wirbeltierentwicklung, für vergleichende Anatomie der Wirbeltiere und für vergleichende Anatomie der Insekten tätig. 1972 wurde ich in die Graduiertenförderung aufgenommen.

